

SÉRIE A, N° 2323

N° D'ORDRE : 3195

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Louis RULLIER

1^{re} THÈSE. — L'organe nuchal chez les Annélides polychètes sédentaires.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 24 novembre 1949, devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT, *Président.*
TEISSIER, }
DRACH, } *Examineurs.*

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1950

DEUXIÈME THÈSE

Propositions données par la Faculté :

LA RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE DES ANNÉLIDES

VU ET APPROUVÉ :

Paris, le 18 novembre 1949.

Le Doyen de la Faculté des Sciences,

A. CHATELET.

VU ET PERMIS D'IMPRIMER :

Le Recteur de l'Académie de Paris,

JEAN SARRAILH.

SÉRIE A, N° 2323

N° D'ORDRE : 3195

THÈSES

PRÉSENTÉES

A LA FACULTÉ DES SCIENCES
DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

POUR OBTENIR

LE GRADE DE DOCTEUR ÈS SCIENCES NATURELLES

PAR

Louis RULLIER

1^{re} THÈSE. — L'organe nuchal chez les Annélides polychètes sédentaires.

2^e THÈSE. — Propositions données par la Faculté.

Soutenues le 24 novembre 1949, devant la Commission d'examen.

MM. PRENANT, *Président.*
TEISSIER, } *Examineurs.*
DRACH, }

MASSON & C^{ie}, ÉDITEURS
LIBRAIRES DE L'ACADÉMIE DE MÉDECINE
120, BOULEVARD SAINT-GERMAIN, PARIS (VI^e)

1950

FACULTÉ DES SCIENCES DE L'UNIVERSITÉ DE PARIS

Doyen M. A. CHATELET.

PROFESSEURS

G. JULIA	T	Analyse supérieure et Algèbre supérieure.	P. AUGER	T	Physique quantique et relativité.
A. DENJOY ...	T	Théorie des Fonctions.	MONNIER		Physiologie générale.
L. LUTAUD ...	T	Géographie physique et Géologie dynamique.	PIVETEAU	T	Géologie.
E. DARMOIS ..	T	Enseignement de Physique.	ROCARD	T	Physique.
ROBERT LÉVY. T		Physiologie comparée.	H. CARTAN ...	T	Mathématiques générales.
HENRI VILLAT. T		Mécanique des fluides et applications.	SCHAEFFER ...	T	Physiol. des fonctions.
CH. JACOB ...	T	Géologie.	LAFFITTE	T	Chimie (P. C. B.).
P. PASCAL ...	T	Chimie générale.	FAVART		Calcul des probabilités et Physique-Mathémat.
M ^{me} RAMANT-LUCAS. T		Chimie organique.	COULOMB	T	Physique du globe.
FOCH	T	Mécanique physique et expérimentale.	M ^{me} COUSIN... T		Biol. anim. (P. C. B.).
PAUTHENIER ..	T	Electrotechniq. générale.	CHRÉTIEN		Chimie (P. C. B.).
DE BROGLIE ..	T	Théories physiques.	DRACH		Zoologie.
JOB	T	Chimie générale.	KASILER		Physique.
PRENANT	T	Anatomie et Histologie comparées.	CHATELET	T	Arithmétique et Théorie des nombres.
COMBES	T	Physiologie végétale.	EPHRUSSI	T	Génétique.
GARNIER	T	Géométrie supérieure.	WURMSER	T	Biologie phys.-chimique
PÉRÈS	T	Mécanique rationnelle.	BAUER	T	Chimie-Physique.
HACKSPILL ...	T	Chimie minérale.	RIVIÈRE		Géologie (P. C. B.).
LAUGIER	T	Physiologie générale.	GAUTHERET ..		Biol. végét. (P. C. B.).
TOUSSAINT ...	T	Technique aéronautique.	LUCAS		Physique.
M. CURIE	T	Physique (P. C. B.).	A. THOMAS... T		Évolut. des êtres organ.
G. RIBAUD ...	T	Hautes températures.	ARNULF		Optique appliquée.
CHAZY	T	Mécanique analytique et Mécanique céleste.	MAX MORAND..		Physique.
CROZE	T	Physique théorique et Physique céleste.	SOLEILLET ...		Physique.
DUPONT	T	Théories chimiques.	FORTIER	T	Mécanique expérimentale des fluides.
VALIRON	T	Calcul différentiel et Calcul intégral.	DANJON	T	Astronomie.
BARRABÉ	T	Géologie structurale et Géologie appliquée.	FROMAGEOT ..		Chimie biologique.
VAVON	T	Analyse et mesures chimiques.	LAPORTE		Physiq. génér. et Radio activité.
G. DARMOIS ..	T	Calcul des probabilités et Physique mathématique.	JANET		Mathématiques générales.
Jacques BOURCART...		Géographie physique et Géologie dynamique.	PETIT	T	Biologie maritime.
AUBEL	T	Chimie biologique.	QUENEY	T	Météorologie et Dynamique atmosphérique.
M ^{me} JOLYOT-CURIE. T		Physique générale et Radioactivité.	GALLIEN		Biologie anim. (P. C. B.).
PLANTEFOL ...	T	Botanique.	EICHHORN		Biologie végétale (P. C. B.).
CABANNES	T	Recherches physiques.	DE CUGNAC ...		Biologie végétale (P. C. B.).
GRASSÉ	T	Evolution des êtres organisés.	LAVAL		Physique (P. C. B.).
PRÉVOST	T	Chimie organique.	M ^{me} CAUCHOIS.		Chimie-Physique.
BOULIGAND ...	T	Application de l'analyse à la Géométrie.	THELLIER		Physique du Globe.
CHAUDRON ...	T	Chimie appliquée.	AUDUBERT ...		Electrochimie.
WYART	T	Minéralogie.	L'HÉRITIER ...		Génétique.
TEISSIER	T	Zoologie.	GRIVET	T	Radio-Electricité.
MANGENOT ...	T	Biologie végétale.	PONCIN		Mécanique des fluides.
			THIRY	T	Mécanique appliquée.
			DUBREIL		Mathématiques générales.
			QUELET		Chimie (P. C. B.).
			CAGNIARD ...		Géophysique appliquée.
			CHAMPETIER ..		Chimie appliquée.
			CUVILLIER ...		Géologie structurale et Géologie appliquée.
			JUNG		Pétrographie.
			TRILLAT		Physique (P. C. B.).
			WIEMANN		Chimie (P. C. B.).

Secrétaire CH. MONIER.



ÉTUDE
MORPHOLOGIQUE, HISTOLOGIQUE ET PHYSIOLOGIQUE
DE L'ORGANE NUCAL

CHEZ
LES ANNÉLIDES POLYCHÊTES SÉDENTAIRES

PAR

FRANÇOIS RULLIER.

SOMMAIRE

INTRODUCTION	208
Historique	208
Techniques employées	209
Liste des espèces étudiées	210
 PREMIÈRE PARTIE : ÉTUDE HISTOLOGIQUE DE L'ORGANE NUCAL.....	211
<i>Ariciidae</i> (p. 211). — <i>Spionidae</i> (p. 231). — <i>Cirratulidae</i> (p. 242). — <i>Chloræmidæ</i> (p. 247). — <i>Opheliidae</i> (p. 251). — <i>Scalibregmidæ</i> (p. 259). — <i>Capitellidae</i> (p. 260). — <i>Arenicolidae</i> (p. 263). — <i>Maldanidae</i> (p. 265). — <i>Sabellariidae</i> (p. 271). — <i>Ampharetidae</i> (p. 274). — <i>Amphictenidae</i> (p. 274). — <i>Terebellidae</i> (p. 276). — <i>Sabellidae</i> (p. 283). — <i>Serpulidae</i> (p. 289). — <i>Oweniidae</i> (p. 292).	
Constitution histologique de l'organe nucal	293
 SECONDE PARTIE : SIGNIFICATION DE L'ORGANE NUCAL.....	297
A) La caroncule chez les Annélides Polychètes.....	297
B) Homologie des organes nucaux et dorsaux.....	299
C) Homologie des organes nucaux et latéraux.....	303
D) Situation de l'organe nucal	306
E) Classification des divers organes nucaux	308
F) Mécanisme de dévagination	311
G) Etude embryogénique de l'organe nucal	315
H) Physiologie de l'organe nucal	323
I) Evolution de l'organe nucal chez les Polychètes.....	327
RÉSUMÉ DES PRINCIPAUX RÉSULTATS	330
INDEX BIBLIOGRAPHIQUE	333

INTRODUCTION

Les organes des sens sont nombreux et variés chez les Annélides Polychètes. Ils se localisent surtout sur le prostomium. Les uns sont tactiles comme les antennes, les palpes, les cirres tentaculaires, les cirres dorsaux et ventraux des parapodes, les papilles et les franges des élytres. D'autres, comme les yeux et les otocystes, ont des fonctions nettement déterminées et bien connues, certains, comme les ceintures ciliées et surtout les organes nucaux, sont demeurés jusqu'ici plus énigmatiques.

J'ai entrepris l'étude de ces derniers, qui justifiant leur appellation, se trouvent à la partie postérieure de la tête des Annélides, à l'endroit qu'on appelle la nuque, chez les animaux plus élevés en organisation.

Ce travail a été inspiré et dirigé par Monsieur le Professeur FAUVEL auquel je dois la meilleure part de ma formation zoologique. Pendant de longues années, il n'a jamais épargné ni sa peine, ni ses encouragements, ni ses conseils, et avec un total désintéressement, il m'a fait profiter de sa riche bibliothèque et de ses collections. Je lui en témoigne ici ma profonde reconnaissance.

Mes remerciements vont également à Messieurs les Professeurs PÉREZ, PRENANT et TEISSIER qui m'ont accueilli avec une grande bienveillance dans leurs laboratoires de la Sorbonne, ainsi qu'à la Station biologique de Roscoff où j'ai fait de longs séjours.

Je n'oublierai pas non plus Monsieur le Professeur FAGE qui a toujours suivi mes travaux avec beaucoup d'intérêt et qui a bien voulu accueillir ce travail dans sa revue.

Je dois aussi une reconnaissance très spéciale à Monsieur le Professeur FISCHER, qui n'a pas hésité à m'ouvrir son Laboratoire maritime de Dinard, au temps où cela aurait pu lui créer de graves ennuis de la part des autorités occupantes.

Mes remerciements vont aussi à Mademoiselle BOBIN qui m'a montré par la parole et par l'exemple que l'histologie est œuvre de longue patience.

Je tiens enfin à souligner combien le Museum National d'Histoire Naturelle et le Centre National de la Recherche Scientifique m'ont aidé par l'octroi de diverses bourses et allocations.

HISTORIQUE

Divers auteurs ont abordé ce sujet. Au cours de notre exposé nous noterons leurs travaux, mais il importe de souligner dès maintenant, que la plupart du temps, ils n'ont fait que citer la présence de l'organe nuczal, ou tout au plus en ont donné une simple description extérieure, accompagnée parfois d'une figure à faible échelle, faite à propos de l'étude du cerveau. Ainsi pouvons-nous citer : KEFERSTEIN, SPENGEL, PRUVOT, MEYER, JOURDAN, HATSCHKE, CLAPARÈDE, DE QUATREFAGES, DE SAINT-JOSEPH qui produisent des travaux de ce genre. Par contre, EISIG (1887), pour les *Capitellidæ* et RACOVITZA (1896), pour les *Amphinomidæ* et les *Maldanidæ*, ont fourni des études importantes, qui doivent servir de base à toute enquête ultérieure. Ils ont établi que l'organe nuczal était constitué de cinq sortes de cellules : cellules ciliées, cellules nerveuses épi-

dermiques, cellules de soutien, cellules glandulaires et cellules migratrices. Ils ont aussi établi que cet organe avait un rôle sensitif. Il restait après eux, à étendre ces conclusions à l'ensemble des Polychètes, car jusqu'ici, l'étude n'avait porté que sur des cas isolés; il restait aussi à envisager quelques problèmes qui se rattachent à l'anatomie et à la physiologie de cet organe.

Pour chacune des 16 familles de Polychètes Sédentaires que nous avons étudiées, nous avons cherché à établir les relations de l'organe nucal et du cerveau, et ensuite à tirer au clair l'histologie de l'organe lui-même. Notre travail comprend deux parties. La première est l'étude morphologique et histologique des organes nucaux, dans chacune des familles précitées; et la seconde considère les divers problèmes d'anatomie comparée, d'embryologie et de physiologie que soulève la question de l'organe nucal.

Pour la partie histologique, nous avons étudié en détail les *Ariciidae* et les *Spionidae*, nous avons accordé aux autres familles une place plus limitée, nous contentant de les comparer aux deux premières et d'y signaler les points importants. Dans la seconde partie de notre travail, consacrée à la signification de l'organe nucal, nous avons essayé de tirer au clair des questions comme celles de la caroncule, de l'homologie des organes nucaux, dorsaux et latéraux; nous avons étudié la situation de l'organe nucal, la classification en ses différents types, le mécanisme de dévagination des organes érectiles; puis son embryogénie et sa phylogénie, enfin sa physiologie, en pratiquant quelques interventions chirurgicales, d'ailleurs simples.

MATÉRIEL ET TECHNIQUES

A) OBSERVATIONS SUR LE VIVANT. — Nous avons toujours observé les animaux vivant dans leur milieu, ou dans des conditions aussi voisines que possible de celui-ci. Cela nous a été rendu facile par l'habitude que nous avons prise de récolter nous-même tout le matériel utile à nos recherches. Il y faut beaucoup de temps, mais nous croyons que la connaissance qu'on acquiert par cette pratique, du milieu et du genre de vie des animaux, est indispensable à la bonne compréhension de leur physiologie et même de leur anatomie.

Pour la mise en évidence des cils vibratiles, nous avons employé divers procédés. L'observation s'est faite soit à la loupe binoculaire, soit au microscope travaillant parfois à l'immersion. Nous avons pratiqué l'examen en lumière rasante, en variant l'intensité du flux lumineux, et nous avons remarqué que les éclairages les plus violents ne sont pas toujours les plus favorables. Souvent, nous avons mélangé à l'eau, de petites quantités de carmin ou d'encre de Chine, dont les granulations rendaient visible le mouvement tourbillonnaire de l'eau, provoqué par le battement des cils.

Des colorations au bleu de méthylène avec fixation ultérieure par le molybdate d'ammonium, et d'autres à la benzidine avec action de l'eau oxygénée nous ont donné des résultats intéressants pour la coloration vitale du système nerveux superficiel, dont elles mettent en évidence les plus fines terminaisons et les moindres connexions.

Souvent, nous avons employé le chlorure de magnésium en solution dans l'eau douce (7 à 8 % : solution isotonique de l'eau de mer), comme anesthésique et comme milieu d'observation.

B) HISTOLOGIE. — Nous avons employé comme fixateurs les différents liquides de Bouin : Bouin ordinaire, Bouin-Duboscq très pénétrant, Bouin-Hollande spécialement bon pour le cytoplasme; puis le Helly qui permet de mettre en valeur les structures délicates, le formol salé, le formol neutre, le Benoit et le Flemming.

Nos coupes ont été faites en général à 5 microns d'épaisseur, après inclusion à la paraffine. A diverses reprises, et particulièrement pour l'étude des Néréidiens, nous avons pratiqué l'inclusion mixte à la celloïdine-paraffine et au collodion-paraffine en association avec le benzoate de méthyle. Cela nous a permis de couper facilement les épaisses cuticules de ces Annélides sans léser les tissus sous-jacents. Enfin, pour l'étude des larves, nous avons utilisé la double inclusion gélose-paraffine.

Les colorations ont été l'hémalum-éosine, le Mallory pour la topographie, le Dominici dans quelques cas où une coloration très légère s'imposait, le procédé à la safranine et vert-lumière et surtout la triple coloration de Prenant et le trichromique de Masson pour l'ensemble du travail.

c) ELEVAGES. — Nous avons élevé en aquarium diverses larves, provenant soit de fécondations artificielles : *Sabellaria alveolata*, *Sabellaria spinulosa*, *Ophelia bicornis*; soit de pêches planctoniques : *Spionidæ*. Les meilleurs résultats ont été obtenus en conservant les larves dans de petits cristallisoirs, sous 2 à 4 cm d'eau de mer filtrée et renouvelée tous les huit jours. L'utilisation d'appareils aérateurs du type « Bell-Bull » rend certains services pour les grosses larves des *Spionidæ*, mais paraît avoir plus d'inconvénients que d'avantages pour les jeunes trochophores à leurs premiers moments.

Toutes les 24 heures, quelques centimètres cubes d'une culture de *Nitzschia* étaient servis en pâture dans chacun des cristallisoirs.

Nous avons aussi conservé des *Perinereis cultrifera*, durant des mois. La meilleure méthode est assurément d'isoler chaque Annélide dans un petit cristallisoir; si le nombre des individus est trop grand pour permettre un tel procédé, il suffit de placer dans un vaste aquarium de larges pierres plates, isolées du fond par de petits supports de 2 à 3 mm d'épaisseur. Dans ces conditions, une surface de 1 m² peut recevoir sans dommage quelque 200 Annélides. Sans cette précaution, tous les Vers s'agrègent en boule et ne tardent pas à périr.

Qu'il s'agisse de larves ou d'adultes, nous avons observé que les deux ennemis les plus redoutables des élevages sont les brusques changements de température de l'eau et l'accès des poussières dans les bacs ou cristallisoirs.

D) TECHNIQUE OPÉRATOIRE. — Les Annélides à opérer sont d'abord gardées sans nourriture pendant une semaine, puis anesthésiées au chlorure de magnésium (8 % dans l'eau douce) pendant deux heures; après quoi, chaque individu disposé sur une feuille de papier-filtre, est placé sur la platine de la loupe binoculaire. A l'aide du thermocautère ou d'un micro-scalpel fait d'un éclat de lame de rasoir mécanique, un seul ou les deux organes nucaux sont enlevés. Souvent, nous avons associé la pince d'ophtalmologiste au scalpel, pour réséquer les tissus. Les animaux opérés sont aussitôt replongés dans de l'eau de mer, conservée à la température de la pièce : l'eau courante ne leur est donnée ensuite que graduellement.

LISTE DES ESPÈCES ÉTUDIÉES

ARICIDÆ

Aricia fœtida CLAPARÈDE.
Aricia Latreillii AUDOUIN et MILNE-EDWARDS.
Aricia Chevalieri FAUVEL.
Scoloplos armiger (O. F. MULLER).

SPIONIDÆ

Nerine foliosa (AUDOUIN et MILNE-EDWARDS).
Nerine cirratulus (DELLE-CHIAJE).
Scoletopis fuliginosa (CLAPARÈDE).

CIRRATULIDÆ

Dodecaceria concharum (ERSTED).
Audouinia tentaculata (MONTAGU).
Cirratulus cirratus (O. F. MULLER).

CHLORAEMIDÆ

Stylarioides plumosa (O. F. MULLER).
Stylarioides monilifer DELLE CHIAJE.

OPHELIIDÆ

Travisia Forbesii JOHNSTON.
Ophelia bicornis SAVIGNY.
Ophelia neglecta SCHNEIDER.
Polyophtalmus pictus (DUJARDIN).

SCALIBREGMIDÆ

Sclerocheilus minutus GRUBE.
Scalibregma inflatum RATHKE.

CAPITELLIDÆ

Notomastus latericeus Sars.

ARENICOLIDÆ

Arenicola marina (LINNÉ).
Arenicola Grubei CLAPARÈDE.
Arenicola ecaudata JOHNSTON.

MALDANIDÆ

Clymene lumbricoïdes DE QUATREFAGES.
Leiochone clypeata DE SAINT-JOSEPH.
Johnstonia clymenoïdes DE QUATREFAGES.
Petaloproctus terricola DE QUATREFAGES.
Maldane Sarsi MALMGREN.
Maldane glebifex GRUBE.

SABELLARIIDÆ

Sabellaria alveolata (LINNÉ).

AMPHARETIDÆ

Ampharete Grubei MALMGREN.

AMPHICTENIDÆ

Pectinaria Koreni MALMGREN.
Pectinaria auricoma (MULLER).
Amphictene Souriei FAUVEL.

TEREBELLIDÆ

Lanice conchilega (PALLAS).
Terebella lapidaria (KAHLER).
Thelepus setosus (DE QUATREFAGES).
Polymnia nebulosa (MONTAGU).
Polymnia nesidensis (DELLE CHIAJE).
Nicolea venustula (MONTAGU).
Terebellides Stroemi Sars.
Amphitrite gracilis (GRUBE).
Polycirrus aurantiacus GRUBE.

SABELLIDÆ

Chone infundibuliformis KROYER.
Jasminiera elegans DE SAINT-JOSEPH.
Sabella pavonina DE SAVIGNY.
Branchiomma vesiculosum (MONTAGU).
Dasychone Bombyx (DALYELL).
Potamilla reniformis (O. F. MULLER).

SERPULIDÆ

Pomatoceros triqueter LINNÉ.
Serpula vermicularis LINNÉ.
Mercierella enigmatica FAUVEL.

OWENIIDÆ

Owenia fusiformis DELLE CHIAJE.

NEREIDÆ

Nereis diversicolor O. F. MULLER.
Perinereis cultrifera (GRUBE).
Perinereis Marionii (AUDOUIN et M. Ed.).
Platynereis Dumerilii (AUDOUIN et M. Ed.).

PREMIÈRE PARTIE

ÉTUDE HISTOLOGIQUE DE L'ORGANE NUCAL

ARICIIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — AUDOUIN et MILNE-EDWARDS (1834, p. 259), CLAPARÈDE (1868, p. 306), DE SAINT-JOSEPH (1894, p. 85), MAC INTOSH (1910, p. 502), ne signalent pas les organes nucaux d'*Aricia Latreillii* et *A. fætida*. MARION et BOBRETZKY (1875, p. 68) ne parlent pas de ceux de *Theostoma Oerstedii* (*Aricia Oerstedii* CLAP.). CLAPARÈDE (1864, p. 502) trouve la « fossette tapissée de cils vibratiles » de *Theostoma Oerstedii* que LANGERHANS (1880, p. 88) et SPENGEL (1881, p. 35) notent également. RACOVITZA (1898, p. 121), EISIG (1914, p. 159), FAUVEL (1901, p. 84; 1919, p. 430, et 1927, p. 7), SÖDERSTRÖM (1920, p. 122 et 1930, p. 3), les signalent chez tous les *Ariciidæ* qu'ils décrivent.

GÉNÉRALITÉS. — Les *Ariciidæ* ont un prostomium lisse et pointu sans aucun appendice. Le lobe céphalique porte parfois des yeux, enfoncés dans le tégument, à la face dorsale. C'est le cas pour *Aricia fætida*, *Scoloplos armiger*, *Nainereis*, *Theostoma*. Chez tous, il possède, dans sa partie postérieure, deux boutons sensitifs ciliés, les organes

nucaux (fig. 1, A). Ceux-ci, placés dans deux fossettes distinctes, sont situés dans le repli qui sépare le prostomium du segment buccal. Ce sont des organes érectiles qui peuvent se rétracter sous le tégument ou se dévaginer à l'extérieur (fig. 2).

Sur un Aricien au repos, les deux organes font une légère saillie au centre de la

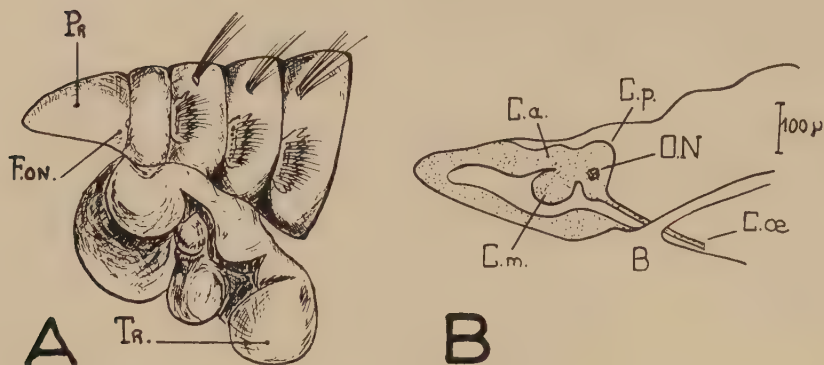


FIG. 1. — A. *Aricia Latreillii*. Lobe céphalique et segments antérieurs. Pr., prostomium; F. on., fossette de l'organe nuchal; Tr., trompe dévaginée. — B. *Aricia foetida*. Coupe sagittale du prostomium. B., bouche; C. a., cerveau antérieur; C. m., cerveau moyen; C. œ., commissure œsophagienne; O. N., organe nuchal.

fossette nucale. Le mouvement des cils brasse activement l'eau environnante, mais aucun courant régulier n'en résulte : c'est un tourbillonnement sur place. L'observation, décevante sur un animal placé dans de l'eau de mer pure, devient très démonstrative si l'on pratique l'anesthésie par le chlorure de magnésium (cf. *Matériel et technique*). L'ani-

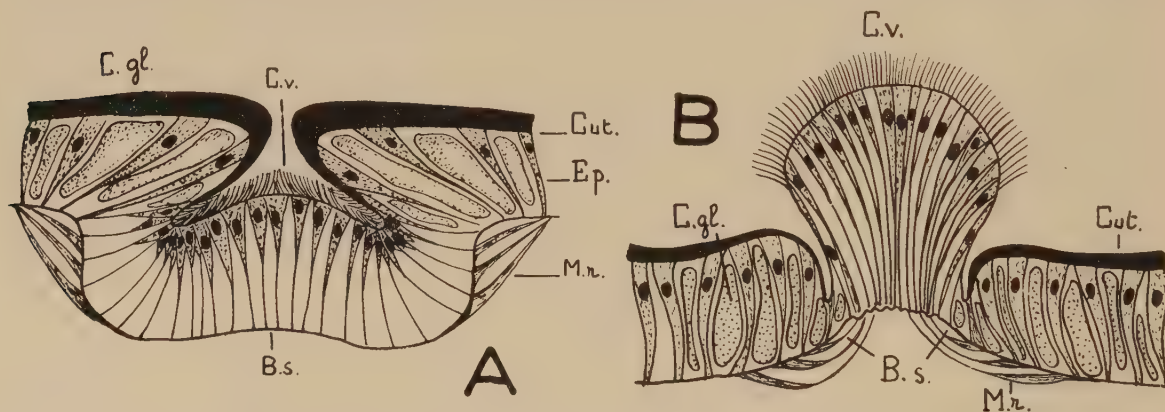


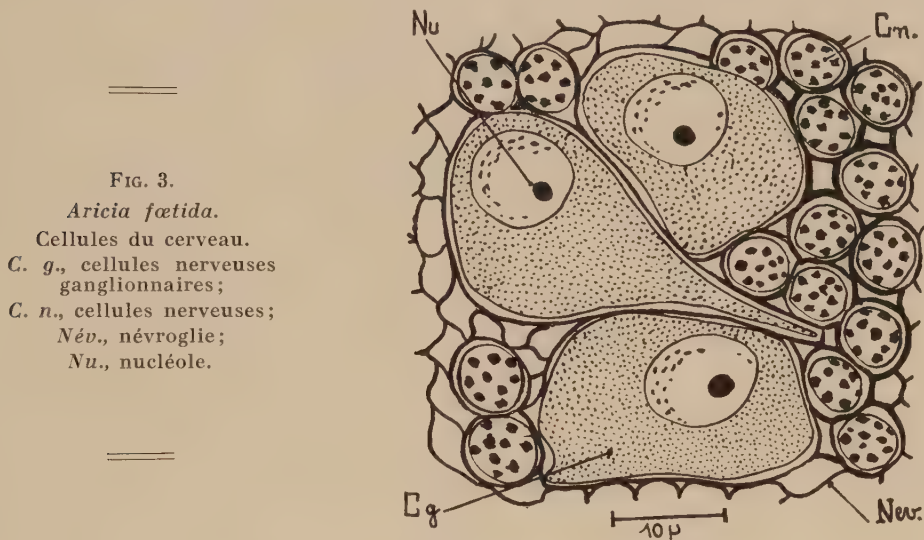
FIG. 2. — *Aricia foetida*. Figure schématique de l'organe nuchal. — A. Invaginé. — B. Dévaginé.
Bs., basale; M. r., muscle rétracteur;
C. gl., cellule glandulaire; C. v., cils vibratiles; Cut., cuticule; Ep., épiderme.

mal non anesthésié rentre en effet précipitamment ses organes nucaux, dès qu'il perçoit une agitation quelconque du milieu environnant, ou à plus forte raison, lorsqu'on essaie de le déplacer pour lui faire prendre une position favorable. Sous l'action de l'anesthésique, non seulement il ne réagit plus, mais ses organes nucaux sont dévaginsés au maximum, tout en conservant la mobilité des cils. Dans ces conditions, il est aisé de l'examiner.

Aricia foetida.

ÉTUDE DU CERVEAU

Le cerveau d'*Aricia foetida* est très simple, comme il y a lieu de s'y attendre, étant donné la pauvreté du prostomium en organes sensoriels. Comme l'a bien établi KLEINENBERG (1886, p. 299, *fide* RACOVITZA, 1896, p. 162), le centre nerveux est produit par l'organe des sens qu'il innerve. Ici, l'organe nucal est le seul organe sensoriel : le cerveau n'a qu'une paire de nerfs. Cela ne l'empêche pas d'être assez volumineux; il remplit la plus grande partie du lobe céphalique, de façon massive vers l'arrière, moins complètement vers l'avant où il double seulement l'épiderme d'un revêtement continu (fig. 1, B).



Il est facile de retrouver les trois parties que RACOVITZA (1896, p. 161) attribue, abusivement d'ailleurs, à toutes les Polychètes : cerveau antérieur, cerveau moyen, cerveau postérieur.

1° La masse principale, située à la base du prostomium, et constituée de trois ganglions et d'un gros amas de substance ponctuée, représente le cerveau moyen; le ganglion le plus volumineux est médian, tandis que les deux autres, symétriques par rapport à lui, s'établissent de chaque côté et un peu au-dessous. Ces trois ganglions communiquent entre eux par de nombreuses commissures; ils sont également tous les trois en relation avec la masse centrale de substance ponctuée qu'ils entourent.

2° Le *cerveau antérieur* s'étend vers l'avant et tapisse toute la paroi du prostomium, d'un revêtement continu et presque uniforme, qui ne devient un peu plus épais qu'au voisinage de la bouche.

3° Vers l'arrière, le *cerveau postérieur* fait suite au cerveau moyen. Il comprend deux masses nerveuses, nettement séparées l'une de l'autre, et portant chacune un organe

nucal. De la masse commune aux cerveaux postérieur et moyen sortent deux cordons nerveux dont la jonction, sous la bouche, constitue le collier œsophagien.

Le cerveau antérieur et le cerveau moyen sont en contact immédiat avec le tégument, dont ils pénètrent les cellules, de leurs éléments nerveux. Il existe ainsi deux tissus, nerveux et épidermique, dont les éléments sont intimement intriqués les uns dans les autres, sans qu'il soit possible de discerner exactement ce qui appartient à chacun d'eux. Ceci est d'ailleurs très fréquent chez les Annélides et nous aurons l'occasion d'en reparler.

A la hauteur du cerveau postérieur, se développe une gaine musculo-conjonctive, qui sépare de l'épiderme, ce dernier et la partie voisine du cerveau moyen. Assez épaisse sur la ligne médiane, la gaine s'amincit vers les bords, et se réduit à une fine membrane de collagène moulant le cerveau postérieur et se continuant autour du collier œsophagien. Le trichromique de MASSON permet de la suivre très aisément, et d'affirmer que dans cette zone, il n'y a aucun contact entre le tissu nerveux et le tégument ; sauf à l'endroit de l'organe nucal, où le collagène s'interrompt pour laisser passage aux cellules sensorielles. Chacun des ganglions est constitué par un amas central de substance ponctuée, entourée d'un tissu alvéolaire lâche, la névroglie, qui enserme dans son réseau de fines mailles, les différentes cellules. Celles-ci sont de deux sortes : 1° Les « *cellules nerveuses* » proprement dites (fig. 3, *Cn*) très nombreuses, à noyaux petits, arrondis, riches en chromatine. Ces cellules envoient leurs prolongements dans la partie centrale, sous forme de fibrilles qui se résolvent en substance ponctuée. 2° Les « *grosses cellules nerveuses ganglionnaires* » (fig. 3, *C. g.*) assez rares à la face antérieure des cinq ganglions cervicaux et devenant de plus en plus nombreuses, à mesure qu'on approche de la face postérieure des mêmes ganglions. Leurs noyaux arrondis sont gros, pauvres en chromatine et pourvus d'un gros nucléole ; le cytoplasme abondant qui les entoure est finement granuleux et intensément acidophile (la fuchsine acide le colore en rouge). Ces dernières cellules ressemblent beaucoup aux « *Drüsen Nervenzellen* » décrites par SCHARRE B. (1936, p. 299-302), dans la partie postérieure du cerveau de *Nereis virens*, auxquelles il attribue un rôle sécréteur, qui pourrait bien être hormonal.

ÉTUDE DE L'ORGANE NUCAL

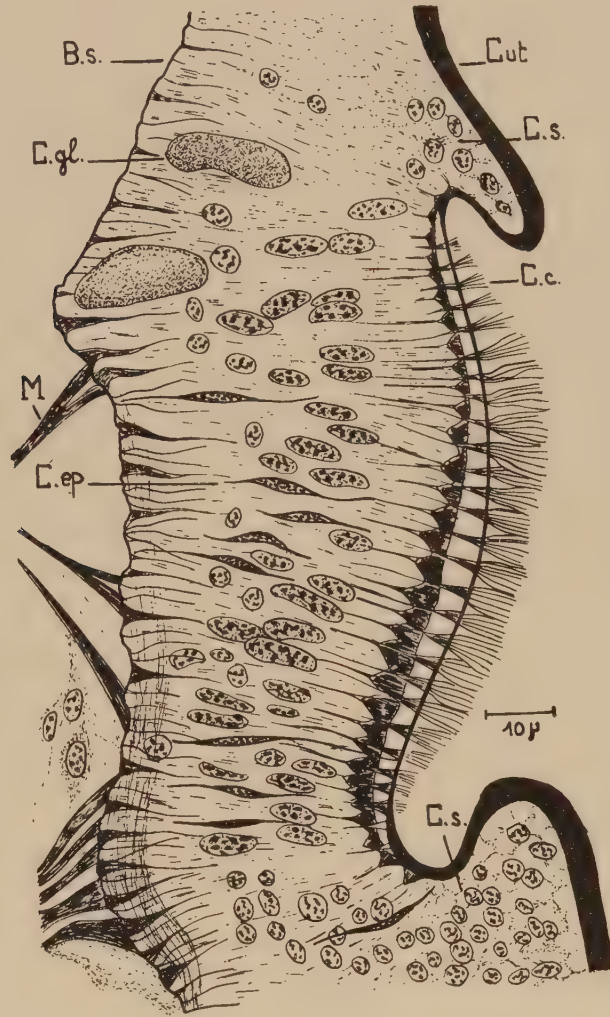
Du cerveau postérieur, partent deux nerfs très courts qui aboutissent aux organes nucaux. Le trajet est tellement réduit qu'il n'y a pas de ganglion spécial ; les cellules et leurs fibres passent directement dans l'organe sensitif.

DISPOSITION GÉNÉRALE DES ÉLÉMENTS. — Les poches nucales sont deux aires épidermiques, modifiées pour le rôle physiologique qu'elles ont à remplir. Chacune d'elles, à peu près circulaire, continue sans brusque transition l'épiderme voisin. On remarque cependant, à son niveau, un épaississement du tégument, provoqué par l'abondance des cellules qui y sont logées ; et on est frappé par la disposition des cellules qui sont alignées parallèlement les unes aux autres, dans un ordre presque parfait.

Sur l'animal fixé avec ses organes ciliés invaginés, on note un resserrement très accentué de la fossette, dont les deux lèvres se rejoignent. Dans cet étranglement, la poche nucale se trouve comprimée et plissée en tous sens. Il est fort difficile de distin-

guer les cellules les unes des autres, tant elles sont compactes, surtout à la face supérieure où elles sont contretirées et recouvertes par le tégument qui a participé à l'invagination. Par contre, l'animal anesthésié au chlorure de magnésium et fixé en extension, présente deux organes nucaux dilatés à l'extérieur et étalant parfaitement leurs cellules, seule la base de l'organe est un peu contractée. La simple comparaison faite entre l'organe invaginé et dévaginé permet de confirmer ce que nous avons vu sur l'animal

FIG. 4.
Aricia fætida.
 Coupe frontale
 de l'organe nucal.
 Bs., basale;
 Cut., cuticule;
 Cc., cellule ciliée;
 C. ép., cellule nerveuse
 épidermique;
 C. gl., cellule glandulaire;
 C. s., cellule de soutien;
 M., muscles.



vivant : à savoir que la position de repos de l'organe nucal est d'être étalé à l'extérieur et non rétracté. D'autres considérations nous le montreront plus loin.

Une cuticule et une basale limitent extérieurement et intérieurement l'organe nucal. Entre ces deux membranes se trouvent rassemblées : 1° des cellules ciliées, particulièrement nombreuses au centre; 2° des cellules de soutien dont la fréquence est grande surtout vers le pourtour; 3° des cellules nerveuses épidermiques, suspendues en petit nombre à égale distance de la basale et de la cuticule; et enfin 4° quelques cellules glandulaires localisées à la périphérie de l'organe, contre la basale, à l'endroit où celle-ci

est tapissée par des prolongements du nerf nucal. La face interne de la basale sert de point d'appui à de nombreuses fibres musculaires, qui s'étalent en éventail autour de l'organe.

La topographie générale étant connue, il reste à étudier en détail chacun des éléments.

1° *La cuticule.* — Elle se compose d'un grand nombre de couches superposées que la légère coloration bleue du Mallory ou du trichromique de Masson permet de distinguer. La cuticule garde pratiquement son épaisseur au-dessus de l'organe nucal, mais sa couche externe colorable s'y amenuise considérablement au profit d'une masse profonde beaucoup moins rigide et incolore (fig. 4).

2° *La basale.* — Elle limite l'organe nucal vers l'intérieur. Ce n'est en somme qu'un feutrage, résultant de l'enchevêtrement des filaments terminaux des cellules ciliées et des cellules de soutien. Au delà de l'organe nucal, elle se continue sous l'épiderme banal sans changer d'allure. Sa face interne sert de point d'appui à de nombreuses fibres musculaires, faisant avec elle un angle aigu, lorsque l'organe nucal est à demi dévaginé (fig. 4). Ces muscles, agissant sur elle, entraînent avec eux l'organe tout entier qui s'invagine ou se dévagine selon leur degré de contraction ou de dilatation.

3° *Cellules ciliées.* — Ce sont les éléments distinctifs de l'organe nucal. Ils ont une forme très allongée (fig. 4) et s'étendent parallèlement les uns aux autres, depuis la basale jusqu'à la cuticule, sur une longueur de 50 microns environ et une largeur qui ne dépasse pas 5 microns. Ainsi que nous venons de le voir, leur partie inférieure s'articule sur la membrane basale par de nombreuses brides légèrement étalées. A partir de cet endroit, le corps cellulaire devient très mince, presque filiforme, et se dirige en droite ligne vers la cuticule. Arrivé à quelque distance de celle-ci, il se renfle brusquement pour donner place au noyau, puis souvent se rétrécit à nouveau avant de s'élargir en un cône dont la base repose sous la cuticule. Le noyau est assez allongé, atteignant 8 microns de longueur sur 2 à 3 de largeur; il présente de nombreux grains de chromatine sidérophile, irrégulièrement répartis dans un suc nucléaire incolore. Le cytoplasme fortement granuleux, prenant énergiquement le rouge de la fuchsine acide, est peu abondant dans la partie inférieure de la cellule. A l'autre extrémité, du côté de la cuticule, à l'endroit où la cellule s'élargit, il devient plus dense et donne naissance à l'appareil ciliaire, qui est la partie caractéristique de la cellule. Cet appareil comprend un ensemble de petits points, très acidophiles et disposés contre la cuticule, les uns à côté des autres, suivant une ligne légèrement arquée. Chacun de ces points ou corpuscule basal, se prolonge vers l'extérieur par un filament grêle, qui traverse la cuticule et émerge au dehors sur une longueur de 15 à 20 microns, sous forme d'un cil vibratile. Vers l'intérieur, à partir des corpuscules basaux, on distingue un faisceau de fibrilles également acidophiles, convergeant vers un point situé aux environs du noyau, ce sont les racines ciliaires.

Les cellules ciliées, nombreuses au centre de l'organe nucal, deviennent plus rares vers le pourtour. Elles sont régulièrement alignées les unes sur les autres, si bien qu'en aucun point de leur trajet, elles ne s'accolent entre elles par leurs bords latéraux : pas même au contact de la cuticule où les arcs formés par les corpuscules basaux se font suite, mais sans se toucher. Des deux côtés du noyau, et surtout vers la basale, de grands espaces vides apparaissent entre ces cellules, partiellement comblés d'ailleurs par les élé-

ments de soutien. Les noyaux des cellules ciliées sont groupés dans la partie moyenne de l'organe nucal, à peu près à mi-distance entre la cuticule et la basale, mais ils ne forment pas cependant une ligne continue, comme on le voit souvent dans les épithéliums vibratiles.

4° *Cellules de soutien*. — A côté des cellules ciliées, se trouvent les cellules de soutien. Particulièrement nombreuses, comme nous l'avons dit, sur les bords de l'organe nucal où elles remplacent presque complètement les cellules ciliées. Elles ont la même forme allongée et s'établissent comme celles-ci sur la basale, à laquelle elles adhèrent par de multiples brides. Leurs dimensions sont sensiblement les mêmes; leur cytoplasme est également rare et finement granuleux. Leurs noyaux, plus petits, prennent souvent une forme arrondie, inconnue chez les cellules ciliées, en outre, ces noyaux sont situés plus près de la basale; ils possèdent une chromatine abondante, répartie en multiples grains. Mais la grande différence provient de l'extrémité tournée vers la cuticule. Au lieu de porter des cils vibratiles et tout ce qui les accompagne, la cellule de soutien ne présente qu'une base élargie en triangle, qui s'arrête contre la cuticule et s'appuie sur les parties latérales des cellules voisines. Elles forment ainsi, toutes ensemble, une ligne continue résistante. Les cellules ciliées s'intercalent à peu près régulièrement entre les cellules de soutien. Il est à noter que cette disposition des cellules de soutien ne se rencontre que dans la partie centrale de l'organe nucal, avec quelques exceptions d'ailleurs. Sur le pourtour, les cellules de soutien se trouvent être pratiquement seules. Cellules de soutien et cellules ciliées présentent un ensemble d'éléments bien alignés entre eux qui donnent une allure caractéristique à l'organe nucal.

5° *Cellules nerveuses épidermiques*. — On rencontre ces éléments, répartis dans toute la zone ciliée; mais ils n'y sont pas en grand nombre. De-ci de-là, ils apparaissent comme coincés entre les longues cellules que nous venons de décrire. Ce sont des cellules qui semblent presque réduites à leurs noyaux, tant le cytoplasme y est peu abondant. Ce noyau, fusiforme, atteint 10 à 15 microns; il est chargé d'une chromatine extrêmement abondante, prenant énergiquement la laque ferrique. Le cytoplasme qui l'entoure ne le déborde guère latéralement; il est d'une grande densité et se colore en rouge foncé par la fuchsine acide. En avant et en arrière, il se continue par deux filaments cytoplasmiques identiques, dirigés en sens inverse l'un de l'autre. Il est rare qu'on puisse les suivre tous les deux jusqu'à leur extrémité, qui est très effilée. Dans les cas favorables, on aperçoit le prolongement interne se diriger vers la basale et se perdre dans le réseau de fibres nerveuses allant au cerveau. Quant au filament opposé, on le suit facilement jusqu'à la cuticule qu'il atteint, entre deux cellules ciliées voisines; il ne paraît pas qu'il pénètre dans la cuticule et en tous cas, il ne la traverse pas.

Les cellules nerveuses épidermiques sont donc du type bipolaire, en connexion d'une part avec le cerveau et d'autre part avec la partie superficielle du tégument. Ces cellules n'ont aucune relation entre elles, dispersées qu'elles sont au milieu des éléments ciliés et de soutien qui constituent la charpente de l'organe nucal. Elles ne présentent aucune anastomose latérale avec les cellules voisines. Elles s'appliquent simplement contre les cellules ciliées, par leur filament cuticulaire. Enfin, elles ne sont liées ni à la basale ni à la cuticule. Par contre, leur dépendance du cerveau est beaucoup plus grande que pour les autres cellules, du fait qu'elles se trouvent directement sur un prolongement nerveux cervical.

Il résulte de cette organisation que les cellules nerveuses épidermiques de l'organe nucal semblent peu adaptées à collecter directement les excitations extérieures. Leur extrémité cuticulaire nullement étalée en surface, et réduite à un filament très fin, isolé par la cuticule ne serait susceptible de percevoir que des sensations tactiles. Or, elles n'en auraient l'occasion que bien rarement, puisque les cils vibratiles sont étalés au-dessus d'elles et provoquent la rétraction de l'organe au moindre contact. Par contre, le filament cytoplasmique, appliqué sur la face latérale de deux cellules ciliées voisines, est fort bien placé pour transmettre au cerveau l'excitation enregistrée par ces dernières. Il est fort probable que les cellules nerveuses épidermiques de l'organe nucal n'ont pas d'autre fonction.

6° *Cellules glandulaires.* — L'organe nucal contient très peu de cellules glandulaires. On ne les rencontre que sur le pourtour, aux environs de la basale. Ce sont de grands éléments, aux contours rendus indécis par la faible épaisseur de leur membrane d'une part, l'irrégularité et le manque d'homogénéité des inclusions, d'autre part. Le noyau est souvent difficile à déceler, au sein de la masse des produits de sécrétion. L'ensemble prend énergiquement le rouge de la fuchsine acide, il se teinte parfois de violacé lorsqu'il fixe aussi légèrement le bleu de méthyle (Trichromique de Masson).

7° *Nerf.* — Tout le long de la basale, court un fin chevelu de fibres nerveuses venant des lobes nucaux du cerveau, et dans lequel viennent se perdre les terminaisons basales des différentes cellules de l'organe. Il ne paraît pas y avoir de continuité entre les deux processus, mais seulement une contiguïté, au moins en ce qui concerne les cellules ciliées de soutien et glandulaires. Pour les cellules nerveuses épidermiques, nous avons vu qu'elles sont reliées directement au cerveau par leur prolongement protoplasmique basal.

ÉTUDE DE L'ÉPIDERME VOISIN DE L'ORGANE NUCAL

Cette structure que nous avons étudiée dans l'organe nucal ne disparaît pas brusquement au delà de celui-ci, pour faire place à un ensemble très différent. A l'exception des cellules ciliées, nous retrouvons, dans l'épiderme voisin, tous les éléments précédemment décrits.

1° *La cuticule et la basale.* — La cuticule continue celle de l'organe nucal, la basale ne présente aucun changement. Entre elles deux, la distance se réduit notablement, laissant à l'épiderme une hauteur plus faible qu'à l'organe nucal.

2° *Les cellules de soutien.* — Elles apparaissent avec leurs connexions cuticulaires et basales, leur noyau plus ou moins arrondi et leur cytoplasme fibreux. Mais alors que, dans l'organe nucal, ces cellules sont très étirées et parfaitement alignées les unes sur les autres, on les voit diminuer graduellement de longueur, augmenter de largeur et s'enchevêtrer de plus en plus à mesure qu'on s'éloigne de la zone ciliée. Elles arrivent à être presque cubiques à une certaine distance de celui-ci. Leurs noyaux, disposés sans aucun ordre, sont accumulés sous la cuticule, en amas serré et confus.

3° *Les cellules nerveuses épidermiques.* — Elles ont conservé leur forme allongée, si bien qu'étant donné le rapprochement de la cuticule et de la basale, elles s'étendent

pratiquement de l'une à l'autre. Leur nombre ne semble pas être très différent de ce qu'il était dans l'organe nucal, mais il est difficile de le préciser, car l'accumulation des noyaux des cellules de soutien empêche souvent de les voir.

4° *Les cellules glandulaires* sont beaucoup plus abondantes, surtout en certains points, où elles arrivent à remplacer presque complètement tous les autres éléments. Elles aussi sont disposées sans ordre, prenant seulement toute la place que leur laissent les cellules voisines.

COMPARAISON RAPIDE ENTRE LA STRUCTURE DE L'ORGANE NUCAL ET DE L'ÉPIDERME VOISIN

Ainsi, chez *Aricia fætida*, l'organe nucal est formé des mêmes éléments que l'épiderme voisin, tous deux sont limités par une basale et une cuticule qui se continuent, sans coupure de l'un à l'autre. Les cellules ciliées que possède en plus l'organe nucal sont de toute évidence issues de cellules de soutien différenciées secondairement; car elles ont la même forme et les mêmes connexions que celles-ci. On peut d'ailleurs remarquer que cellules ciliées et cellules de soutien de l'organe nucal sont moins différentes entre elles, que ne le sont les longues cellules fibreuses de soutien de l'organe nucal, et les petits cubes qui constituent les cellules de soutien de l'épiderme.

Ce qui distingue l'organe nucal de l'épiderme voisin, c'est : d'abord son épaisseur plus grande, puis la présence des cellules vibratiles, l'étirement et l'alignement des cellules ciliées et de soutien, leur régularité, la faible épaisseur de la cuticule et l'abondance des terminaisons nerveuses le long de la basale. Tout cela n'est dû, comme nous venons de le voir, qu'à d'assez faibles variations qualitatives et quantitatives dans les deux systèmes, et marque une adaptation très nette à un rôle sensoriel.

L'organe nucal d'*Aricia fætida* n'est donc qu'un épiderme modifié pour le rôle sensoriel qui est le sien. Il a été formé par une invagination de la paroi dorsale du corps, qui s'est enrichie d'un faisceau de muscles rétracteurs, lui permettant de s'épanouir à l'extérieur ou de se rétracter sous le tégument. Nous verrons plus loin, dans une étude spécialement consacrée aux organes rétractiles, ce qu'il faut en penser.

CONCLUSION SUR L'ORGANE NUCAL DES ARICIIDÆ

Parallèlement à l'étude d'*Aricia fætida*, nous avons mené celle d'*Aricia Latreillii* et de *Scoloplos armiger*, tant sur les animaux vivants que fixés. Notre travail a également porté sur de nombreuses coupes d'*Aricia Chevalieri*, qui nous ont été obligeamment communiquées par M. FAUVEL. Sur ces trois espèces, nous avons pu confirmer ce que nous avons vu sur *Aricia fætida*. Les quelques faits particuliers enregistrés ne portant que sur des détails infimes, il ne nous a pas semblé bon de les rapporter par le menu. Nous nous bornons donc à des descriptions et des dessins du seul *Aricia fætida*, précisant bien que ceux-ci eussent pu s'appliquer aussi exactement à l'une ou à l'autre des espèces précitées.

Il n'est pas étonnant que, dans une famille aussi homogène que celle des *Ariciidæ*, on trouve de telles ressemblances entre des espèces, diverses sans doute par de bons caractères spécifiques, comme la forme des soies ou la présence de papilles ventrales,

mais, par ailleurs, très proches par leur allure générale et leur mode de vie, qui est rigoureusement le même chez tous.

Les conclusions que nous avons tirées pour *Aricia fætida* doivent être étendues aux quatre espèces envisagées. Il est vraisemblable qu'elles valent également pour la famille entière des *Ariciidæ*.

ÉTUDE DES ORGANES DORSAUX DES *ARICIIDÆ*

Description.

Les *Ariciidæ*, si pauvres en organes sensitifs céphaliques, compensent cette carence par un équipement dorsal imposant. La plupart possèdent sur un grand nombre de segments une paire d'organes ciliés, que l'on a appelés « organes dorsaux », et que certains auteurs ont rapprochés des organes nucaux.

EISIG, dans son importante monographie des *Ariciidæ*, a attiré l'attention sur ces formations, les « Segmentale Wimperhügel ». Il les décrit, en donne la place et la forme pour un certain nombre d'espèces (1914. *Aricia fætida*, p. 310, et pl. XIII, fig. 15; — *Scolaricia typica*, p. 439, et pl. XXI, fig. 17; — *Nainereis lævigata*, p. 471, et pl. XXV, fig. 12; — *Theostoma Oerstedii*, p. 516, et pl. XXVII, fig. 9).

FAUVEL, dans la faune de France (1927, p. 9), résume, en ces termes, son étude sur la famille entière : « Les organes ciliés dorsaux forment des bourrelets transversaux, des plaques médianes en forme d'ancre ou de fleur de lis ou paires et arrondies ou ovales. »

En fait, les organes dorsaux des *Ariciidæ* sont toujours pairs; mais, dans certains cas, les deux organes, symétriques par rapport à la ligne médiane dorsale de l'Annélide, sont inclus dans une masse unique glandulaire et l'ensemble prend alors la forme générale d'une ancre ou de fleur de lis. C'est ce qui arrive pour *Aricia fætida*, *Aricia Latreillii* et *Scolaricia typica*. Plus généralement, les deux organes ciliés apparaissent nettement distincts et isolés, bien qu'ils se trouvent très proches l'un de l'autre, à quelques fractions de millimètre de part et d'autre de la ligne médiane. Souvent, dans ce cas, l'appareil sensitif dorsal est accompagné d'un amas glandulaire qui permet de le repérer très aisément, en colorant l'animal, *in toto*, au bleu de méthylène. Les organes ciliés, qui varient beaucoup de forme et de dimensions, restent toujours fort petits, n'atteignant jamais plus d'un dixième de millimètre.

Chez *Aricia fætida*, les organes dorsaux commencent au neuvième sétigère et se continuent jusqu'à l'extrémité postérieure. Sur les segments thoraciques, ils ont la forme d'une ancre que leur attribue EISIG. Cette ancre située sur la ligne médiane, entre les deux branchies, forme une masse large de 400 microns sur 300 microns de hauteur, qui accuse un relief assez marqué sur le tégument. Le coussinet ainsi formé, abondamment pourvu de cellules glandulaires, donne asile latéralement à deux sillons profonds qui le parcourent dans toute sa longueur et se recourbent en avant en forme d'hameçon. Ces lignes sont ciliées, elles constituent les organes dorsaux. Ceux-ci, très voisins, gardent cependant leur individualité. La forme d'ancre marine ne se continue pas sur tout le corps, elle se modifie légèrement sur les segments abdominaux antérieurs, puis de plus en plus à mesure qu'on approche des derniers segments du corps. Il n'en existe pas deux exactement semblables; la variation étant constante du plus large situé au dixième segment, jusqu'au plus grêle tout à fait à l'arrière.

Il en est de même pour *Aricia Latreillii* qui possède aussi des organes dorsaux à partir du neuvième sétigère, jusqu'à l'extrémité postérieure (fig. 5, A). Ceux-ci, de taille sensiblement égale à ceux d'*Aricia fœtida*, sont placés également sur la ligne médiane,

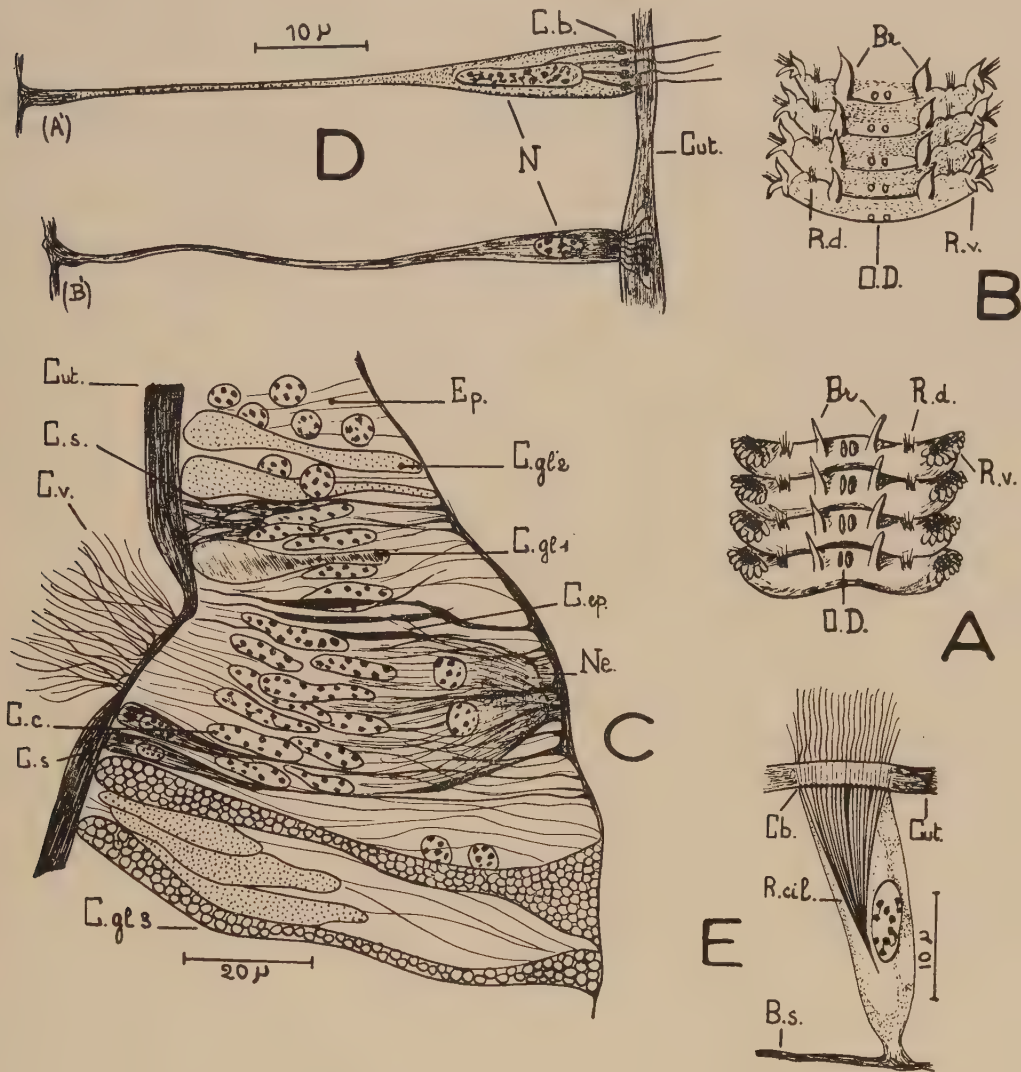


FIG. 5. — A. *Aricia Latreillii*. Organes dorsaux sur les segments abdominaux. Br., branchies; O. D., organes dorsaux; R. d., rame dorsale; R. v., rame ventrale. — B. *Scoloplos armiger*. Organes dorsaux sur les segments abdominaux. — C. *Aricia fœtida*. Coupe transversale de l'organe dorsal. C. c., cellule ciliée; C. ép., cellule nerveuse épidermique; C. s., cellule de soutien; C. gl. 1, 2, 3, cellules glandulaires; C. v., cils vibratiles; Cut., cuticule; Ne., nerf; Ep., épiderme. — D. *Aricia fœtida*. Cellule ciliée (A') et cellule de soutien (B') de l'organe dorsal. N., noyau; C. b., corpuscule basal; Cut., cuticule. — E. *Aricia Latreillii*. Cellule ciliée de l'organe dorsal. B.s., basale; R. cil., racine ciliaire.

dans un ensemble glandulaire qui affecte la forme d'une fleur de lis sur les segments thoraciques et se simplifie de segment en segment, à mesure qu'on progresse vers l'arrière. Les premiers organes comprenant une partie médiane glandulaire allongée se terminent en avant par une pointe en fer de lance. Cette pièce, très en relief, forme l'axe de la fleur

de lis, dont les branches latérales sont constituées par deux lignes ciliées légèrement incurvées vers l'intérieur, et s'appuyant chacune sur un massif glandulaire étiré en forme de datte. De segment en segment, cette allure initiale se modifie, en se simplifiant. Sur les anneaux abdominaux, il ne reste plus que des vestiges du lis stylisé : deux petites lignes ciliées latérales, séparées par un bourrelet longitudinal glandulaire. En même temps que les lignes se simplifient, la surface occupée par l'ensemble glandulaire et cilié diminue ainsi que le relief imprimé au tégument. Surface et relief, assez considérables sur le thorax, deviennent beaucoup plus réduits sur les premiers segments abdominaux et disparaissent presque totalement à l'extrémité postérieure. Chez *Aricia Latreilli*, comme chez *A. fœtida*, on a nettement l'impression d'une série d'organes, homologues entre eux, mais rangés en ordre décroissant d'importance à partir de la tête. La question de savoir s'ils ont progressé de l'arrière vers l'avant, en se perfectionnant, ou au contraire, s'ils ont dégénéré de l'avant vers l'arrière, sera envisagée plus loin.

Scoloplos armiger présente la même distribution des organes dorsaux, situés par paires, sur tous les segments, à partir du 18°. La masse glandulaire médiane est pratiquement inexistante, l'épiderme dorsal ne possédant que quelques cellules glandulaires, réparties çà et là (fig. 5, B). De chaque côté de la ligne médiane, se trouve un organe sensitif ovale creusé dans le tégument et fortement cilié. Les dimensions en sont très faibles, puisqu'il n'atteint guère que 80 microns dans sa plus grande longueur et 50 dans la largeur. Tout le long du corps, l'allure ne change guère, mais la taille diminue régulièrement d'avant en arrière. Sur les tout derniers segments, il devient vraiment difficile de discerner quoi que ce soit, par suite de la petitesse des organes, eux-mêmes portés par une extrémité très effilée.

Nous n'avons pas étudié d'autres espèces d'*Ariciidæ*; mais, d'après les renseignements puisés dans EISIG, il apparaît que l'on peut rapprocher, pour l'allure extérieure des organes dorsaux, d'une part *Scolaricia typica* de *Aricia fœtida*; d'autre part, *Nainereis laevigata* et *Theostoma Oerstedii* de *Scoloplos armiger*. Ainsi, les six espèces d'*Ariciidæ* précitées portent sur tous les segments du corps, à l'exception de quelques sétigères antérieurs, une paire d'organes ciliés, séparés l'un de l'autre par un bourrelet glandulaire médian. La forme et les dimensions varient selon les espèces et la partie du corps envisagées; mais l'ordonnance en est uniforme. D'un segment à l'autre, on retrouve les mêmes éléments, les uns derrière les autres, dans un alignement parfait.

Histologie de l'organe dorsal d'*Aricia fœtida*.

A) INNERVATION. — Les organes dorsaux sont étudiés ici à cause de leur ressemblance avec les organes nucaux. Remarquons d'abord qu'ils ont la même innervation. Ceci a été vu par EISIG et SÖDERSTRÖM (1920, p. 22; 1930, p. 3) et vérifié par nous-même, sur coupes. Le cerveau postérieur envoie tout le long de la ligne médiane dorsale deux filets nerveux, sur lesquels s'épanouissent à chaque segment les organes dorsaux. Ces filets prennent naissance dans le cerveau postérieur, un peu en arrière et légèrement au-dessus des masses nucales. Comme ces dernières, ils sont complètement distincts l'un de l'autre et le restent sur toute leur longueur. Ils se renflent, à chaque segment, en un ganglion comprenant une dizaine de cellules nerveuses, à noyaux arrondis possédant de la chromatine en gros grains également distribués dans un suc nucléaire réfractaire à l'héma-

toxyline, à la fuchsine et au bleu d'aniline. Le ganglion est volumineux et arrive à représenter la moitié de la hauteur de l'organe dorsal.

B) DISPOSITION GÉNÉRALE DES ÉLÉMENTS. — EISIG n'a pas fait l'histologie de l'organe dorsal. Dans sa belle monographie des *Ariciidæ* (1914), il ne traite presque uniquement que des questions de systématique et de morphologie externe. Nulle part, dans la littérature, nous n'avons trouvé de renseignement sur ce sujet. Sur des coupes transversales d'*Aricia fætida*, on reconnaît immédiatement l'emplacement des organes sensitifs qui comprennent : 1° Des cellules vibratiles allongées munies d'un long noyau clair et groupées en une masse compacte. 2° Des cellules de soutien grêles, cantonnées à la périphérie du bloc formé par les cellules ciliées. 3° Quelques cellules nerveuses épidermiques, prises dans l'ensemble. 4° De nombreuses cellules glandulaires, très diverses par leurs dimensions et l'aspect de leurs sécrétions. Il faut joindre, à cela, le ganglion nerveux et les fibrilles qu'il dissémine dans l'organe tout entier.

C) LA CUTICULE. — Comme nous l'avons dit pour l'organe nucal, la couche externe de la cuticule s'amincit considérablement, en arrivant au contact de l'organe dorsal sensitif. Elle passe brusquement d'une épaisseur de 4 microns à moins de 1 micron.

D) LA BASALE. — Se continuant sous l'épiderme voisin, elle présente une épaisseur plus grande au niveau de l'organe dorsal. Ceci s'explique aisément, du fait qu'il y a là une accumulation de cellules et spécialement d'éléments possédant une structure fibreuse développée, dont les prolongements sont plus nombreux que ceux des larges cellules glandulaires qui garnissent le tégument limitrophe.

E) LES CELLULES CILIÉES. — Il en existe une forte concentration au centre de l'organe dorsal. Ce sont des cellules allongées partant de la basale et aboutissant à la cuticule que leurs cils traversent. Leur extrémité interne, effilochée en multiples fibrilles enchevêtrées dans le feutrage basal y est solidement attachée, elle est très mince (fig. 5, E). La cellule l'est aussi sur presque toute sa longueur (70 à 80 microns) et ne s'élargit qu'à la hauteur du noyau, situé à l'autre bout : l'ensemble ressemble à un long aviron, dont la palée repose sous la cuticule. Le noyau, de forme oblongue, mesure de 10 à 15 microns sur 2 à 3 seulement de largeur; il renferme de la chromatine disséminée en petits grains dans tout le suc nucléaire. Cette chromatine prend bien l'hématoxyline, le reste du noyau demeure incolore. Le cytoplasme, dont on ne trouve guère de trace dans la partie profonde de la cellule, en raison de l'exiguïté de cette région, devient abondant et fortement granuleux dans la zone élargie. Il se colore en rouge intense sous l'action de la fuchsine acide. Sur ce fond, se détachent le noyau clair et les faisceaux divergents des racines ciliaires dont naissent les cils vibratiles. Ceux-ci sont courts (15 microns) et peu nombreux. Tout l'appareil ciliaire se colore en rouge sombre (fig. 5, D).

Les cellules ciliées, juxtaposées les unes aux autres, et pratiquement parallèles entre elles, laissent de nombreux vides entre leurs bases, effilées comme nous l'avons dit; mais du côté cuticulaire, elles forment un bloc compact où leurs extrémités se touchent, laissant un faible espace aux quelques cellules nerveuses épidermiques qui ont pu s'y glisser. Les noyaux sont groupés à une certaine distance de la cuticule, sans cependant se trouver exactement sur une même ligne. L'innervation des cellules ciliées est remarquable. Au lieu de tapisser la basale, comme dans l'organe nucal, et d'atteindre les

cellules seulement par leur extrémité inférieure, le tractus nerveux occupe ici un espace considérable. Le ganglion et ses fibres s'étendent dans toute la zone profonde de l'organe, jusqu'à mi-hauteur de celui-ci et envoient de nombreux prolongements protoplasmiques à la partie médiane des cellules ciliées. Celles-ci sont donc très bien innervées; par contre les éléments voisins, cellules de soutien et glandulaires, ne paraissent pas être en contact avec le nerf.

F) LES CELLULES DE SOUTIEN. — A la limite du groupe des cellules ciliées se trouvent quelques cellules de soutien, mais aucune n'est visible au centre de l'organe dorsal. Elles ont la même forme allongée que celles-ci, les mêmes dimensions et s'appuient comme elles sur la basale et la cuticule. Certaines parmi les cellules de soutien sont très grêles et reposent sur la cuticule par deux ou trois longues jambes maigres; les autres l'abordent par toute leur surface légèrement élargie à cet endroit. Les unes et les autres se retrouvent également au delà de l'organe dorsal, dans l'épiderme glandulaire qui le borde tout autour (fig. 5, D).

G) LES CELLULES NERVEUSES ÉPIDERMiques. — Leur nombre est restreint. Toutes du même type, elles ont un long noyau, effilé aux deux extrémités, remplissant presque complètement le corps cellulaire, lui-même très allongé. Il y a peu de cytoplasme, mais celui-ci est fort dense ainsi que le noyau. Tous les deux prennent énergiquement les colorants; spécialement le noyau qui apparaît en noir foncé sous l'action de l'hématoxyline. Aucune anastomose latérale ne réunit ces éléments aux cellules voisines; le filament cytoplasmique qui les termine du côté cuticulaire, les met seulement en relation avec les cellules ciliées, entre lesquelles elles se trouvent resserrées. L'autre, à l'extrémité opposée, va se perdre dans le cerveau. Ce sont donc des cellules bipolaires.

H) LES CELLULES GLANDULAIRES. — L'organe dorsal étant entouré de massifs glandulaires, il n'est pas étonnant qu'il soit lui-même pénétré par ces éléments sécréteurs. Ceux-ci se rencontrent surtout sur le pourtour de sa zone sensitive, cependant un certain nombre sont intercalés entre les cellules ciliées. Leurs membranes extrêmement minces sont néanmoins bien visibles, mais il n'en est pas de même pour le noyau qui reste le plus souvent indiscernable. Car, ainsi que le remarquait SOULIER (1891, p. 183) chez *Spirographis*, le noyau des cellules glandulaires n'absorbe pas l'hématoxyline et se colore comme les constituants cytoplasmiques: il n'est pas surprenant, dès lors, qu'on le repère difficilement au milieu des abondantes sécrétions qui le recouvrent.

Très variables comme forme, comme dimensions et comme produits sécrétés, les cellules glandulaires peuvent se ramener à trois types, que le trichromique de Masson permet de distinguer: 1° Les plus petites affectent l'allure d'une massue dont l'extrémité renflée repose sur la cuticule; elles sont remplies d'un liquide ou d'une pâte homogène, que le bleu d'aniline teinte légèrement (fig. 5, C). 2° D'autres cellules, plus grandes que les précédentes, arrivent à remplir tout l'espace compris entre la cuticule et la basale, du moins aux endroits où leur distance n'excède pas 40 microns. Elles sont bourrées de petits granules arrondis, se colorant en rouge vif par la fuchsine acide. 3° Enfin de très grandes cellules, situées aux confins de l'organe dorsal et atteignant jusqu'à 100 microns, sont remplies de grosses inclusions arrondies qui deviennent rouge violacé ou même presque noires, sous l'action de l'hématoxyline et la fuchsine. Il est

d'ailleurs très possible que certaines variations dans l'allure de ces cellules soient dues simplement au stade plus au moins avancé de la sécrétion ou à l'âge de la cellule et nous n'attachons pas une importance considérable à cette distinction en 3 types.

Structure de l'épiderme voisin. — L'épiderme qui entoure immédiatement les fentes ciliées de l'organe dorsal est glandulaire. Il s'agit du bourrelet en forme d'ancre de marine dont nous avons parlé précédemment. Cet épiderme limité par la cuticule et la basale venant de l'organe sensitif continue ce dernier en substituant aux cellules ciliées, des cellules glandulaires, si abondantes qu'on a peine à y trouver aussi quelques cellules de soutien. A cet endroit, il est très renflé. Un peu plus loin, il diminue d'épaisseur et, perdant son caractère glandulaire, devient un épiderme banal presque uniquement constitué de cellules de soutien.

On passe ainsi graduellement de la structure de l'organe dorsal à celle d'un épiderme ordinaire, non modifié. C'est ce que nous avons déjà vu pour l'organe nucal.

Histologie des organes dorsaux d'*Aricia Latreillii* et de *Scoloplos armiger*.

Les organes dorsaux d'*Aricia Latreillii* (fig. 5, A), tout en n'ayant pas la même allure extérieure que ceux d'*Aricia fætida*, présentent exactement les mêmes éléments. Ceux de *Scoloplos armiger* ne possèdent ni cellules glandulaires ni cellules nerveuses épidermiques. Ceci s'explique aisément pour les secondes, étant donné l'architecture de l'épiderme voisin, qui lui-même n'en contient que fort peu. Nous voyons là une confirmation de ce que nous avançons au sujet d'*Aricia fætida*, à savoir que l'organe dorsal n'est qu'un épiderme modifié. Nous pouvons préciser maintenant qu'il n'est pas la spécialisation d'un épiderme quelconque, mais celle de l'épiderme qui l'entoure immédiatement, puisque, à l'épiderme glandulaire d'*Aricia fætida*, correspond un organe dorsal pénétré de glandes, et à l'épiderme non glandulaire de *Scoloplos armiger*, fait suite un organe dorsal, sans aucune cellule sécrétrice.

Ainsi, à ces quelques différences près, et qui ne portent que sur des détails, la structure histologique de l'organe dorsal de *Scoloplos armiger* correspond à celles d'*Aricia fætida* et d'*Aricia Latreillii*. Dès lors, il ne paraît pas téméraire de penser que cette structure doit se retrouver chez tous les *Ariciidae*.

Brève comparaison entre les organes nucaux et dorsaux des *Ariciidae*.

Dans les deux cas, il s'agit d'un épiderme modifié en organe sensitif, comprenant toujours entre la basale et une mince cuticule : 1° Des cellules ciliées nombreuses, alignées parallèlement entre elles; 2° Des cellules de soutien également alignées, comprenant aussi, dans la plupart des cas, quelques rares cellules nerveuses épidermiques et glandulaires. Si la distribution et le nombre de ces cellules varient quelque peu de l'un à l'autre, il n'en reste pas moins que leur structure histologique repose sur les mêmes éléments et peut être dite comparable.

Si l'on s'avise que leur innervation les rapproche aussi, puisque l'organe nucal comme les organes dorsaux reçoit du cerveau postérieur les fibres qui l'animent, il vient

aussitôt à l'esprit que ces organes sont homologues, malgré la position du premier sur le prostomium et celle des autres sur les segments du corps. Nous nous proposons de résoudre cette question dans un chapitre spécial où nous passerons en revue les homologues de l'organe nuchal et de différents autres organes ciliés portés par un grand nombre de Polychètes.

ORGANES LATÉRAUX DES *ARICIIDÆ*

DESCRIPTION. — En plus des organes dorsaux, *Aricia Latreillii* porte sur chacun de ses segments, une paire d'organes sensoriels, insérés entre les deux rames dorsale et ventrale; ce sont les organes latéraux, découverts par EHLERS en 1897. Chacun d'eux est un petit bouton, atteignant quelques dizaines de microns, et portant à son sommet des cils raides et immobiles. Selon le sétigère considéré, l'organe latéral est plus ou moins rapproché du cirre de la rame dorsale ou du mamelon sétigère. Il est « tantôt saillant, tantôt de niveau avec l'épithélium qui l'entoure, tantôt légèrement creusé en forme de cupule très évasée » (FAUVEL, 1907, a, p. 20, fig. 5).

Aricia fætida, *Scoloplos armiger*, *Scolaricia typica*; *Näinereis lævigata*, *Theostoma Oerstedii*, c'est-à-dire tous les *Ariciidæ* qui ont été étudiés à ce sujet, possèdent également des organes latéraux semblablement placés.

Les organes latéraux commencent dès le premier sétigère et se retrouvent sur chacun des nombreux segments de l'Annélide, ils ne se rencontrent jamais sur le prostomium et n'ont aucune relation directe avec le cerveau. Ainsi que l'ont reconnu EISIG (1914), JEENER (1927, p. 111), chaque paire reçoit deux filets nerveux venant des ganglions ventraux correspondants. Cet organe conserve donc bien le caractère métamérique que lui ont reconnu tous les auteurs et si nous l'étudions ici, ce n'est qu'en raison de l'homologie que NILSSON (1912) a voulu établir entre l'organe nuchal et les organes latéraux.

HISTOLOGIE. — EISIG, étudiant les *Capitellidæ* (1898) et les *Ariciidæ* (1914) distingue dans leur organe latéral deux sortes d'éléments : 1° Des cellules ganglionnaires profondes. 2° Des cellules sensorielles superficielles abordant la cuticule par un bâtonnet cylindrique, duquel s'échappent plusieurs cils traversant la cuticule (fig. 6, A). NILSSON (1912), reprenant ALLEN (1904) et FAUVEL (1907, pl. III, fig. 19), trouve à l'organe latéral la même constitution qu'à l'organe nuchal. Il le voit caractérisé par des cellules à cils vibratiles nombreux, avec leurs racines ciliaires et leurs corpuscules basaux. La seule différence réside dans le fait que les cils sont raides pour l'organe latéral et souples pour l'organe nuchal. JEENER (1927, p. 104-109) décrit deux sortes de cellules : 1° De grandes cellules bipolaires superficielles envoyant chacune un prolongement unique traversant la cuticule et formant un cil. 2° De petites cellules bipolaires profondes envoyant également un cil unique à travers la cuticule.

C'est JEENER qui a le mieux vu l'organisation de l'organe latéral et donné les différences profondes qui le séparent de l'organe nuchal. Nous allons étudier *Scoloplos armiger* et *Aricia Latreillii*, y vérifier les conclusions de JEENER et ajouter quelques précisions histologiques.

L'organe latéral de *Scoloplos armiger*.

L'organe latéral de *Scoloplos armiger* est constitué par un petit mamelon, installé dans une dépression séparant la rame dorsale de la rame ventrale de chaque sétigère. Il s'étale sur une cinquantaine de microns dans le sens de la longueur, n'atteignant guère que 10 microns dans l'autre sens. Sa surface, régulière, est à peine bombée et se raccorde

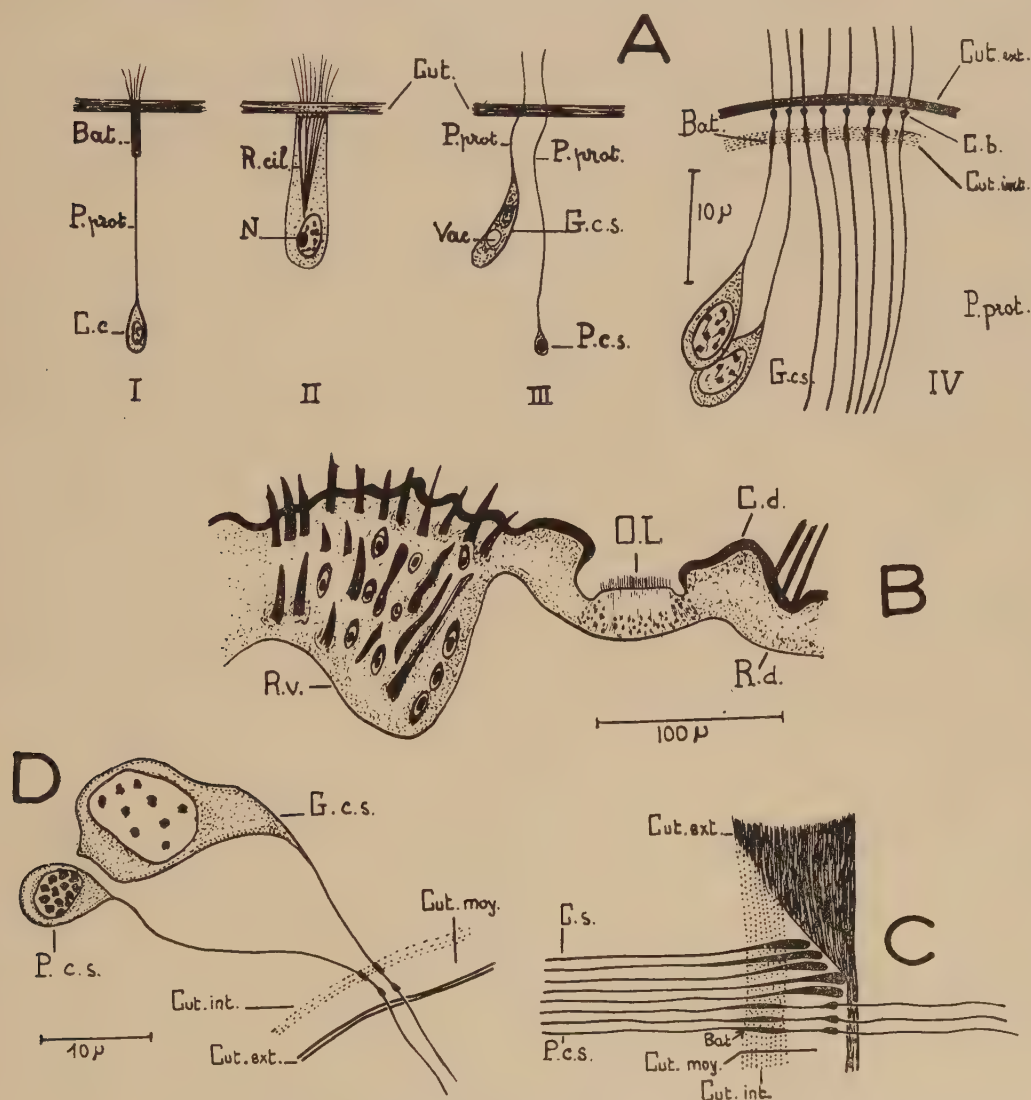


FIG. 6. — A. Schéma de l'organe latéral : I, selon EISIG. II, selon NILSSON. III, selon JEENER. IV, interprétation personnelle. Bat., bâtonnet; C. b., corpuscule basal; C. c., cellule ciliée; G. cs., grande cellule sensorielle; N., noyau; P. prot., prolongement protoplasmique; R. cil., racine ciliaire; Vac., vacuole; Cut. int., cuticule interne; Cut. ext., cuticule externe. — B. *Scoloplos armiger*. Coupe transversale de l'organe latéral. C. d., cirre dorsal; O. L., organe latéral; R. d., rame dorsale; R. v., rame ventrale. — C. *Scoloplos armiger*. Figure schématique de la partie superficielle de l'organe latéral. C. s., cellule de soutien; Cut. moy., cuticule moyenne. — D. *Aricia foetida*. Cellules sensibles de l'organe latéral.

avec le tégument voisin par une légère rupture de pente, qui entoure le mamelon d'un petit fossé (fig. 6, B).

Sur les coupes médianes de l'organe latéral (fig. 7, A), on ne distingue aucun noyau, mais seulement des fibres parallèles entre elles, qui se dirigent en un réseau serré vers la cuticule et s'épanouissent au dehors sous la forme de cils. Ce n'est que sur les coupes voisines, donc en dehors du mamelon cilié, que l'on aperçoit les noyaux. L'organe lui-même est compris dans les limites ordinaires d'un épiderme, entre une basale et une cuticule qui se continuent tout autour sur la zone indifférenciée du tégument. Nous allons étudier ses différents éléments.

1° LA CUTICULE. — Celle de l'épiderme voisin, fortement colorée par le bleu d'aniline sur une épaisseur de 3 à 4 microns, ne conserve, au niveau de l'organe latéral, qu'un liséré chromophile très fin. Sa partie profonde, tout en gardant pratiquement la même épaisseur, est constituée par une substance différente, insensible aux colorants basiques. Cependant sa limite inférieure se laisse pénétrer par la fuchsine acide et présente une bande transversale rouge que JEENER avait prise pour un ensemble de « cadres intercellulaires séparant les extrémités distales des cellules sensorielles » (p. 105). Pour se convaincre de la véritable signification de la lisière rouge, il suffit de la suivre jusqu'au bord de l'organe où elle se raccorde avec la cuticule normale de l'épiderme. Ainsi la cuticule de l'organe latéral se divise en trois couches superposées : a) Un mince liséré superficiel, de même nature que la cuticule recouvrant le reste du corps : c'est la cuticule externe (fig. 6, A, IV, *cut. ext.*). b) Une large zone médiane rebelle aux colorations, c'est la cuticule moyenne. c) Une partie inférieure, prenant la fuchsine acide, c'est la cuticule interne (fig. 6, A, IV, *cut. int.*). Un examen trop rapide ne révèle que la présence de la couche externe, qui paraît continuer seule, en s'amenuisant beaucoup, le revêtement de l'épiderme voisin (fig. 6, C).

Cette structure n'est pas différente de celle que nous avons vue dans les organes nucaux et dorsaux des *Ariciidæ*. Elle se trouve être seulement plus facile à interpréter dans l'organe latéral, par suite de l'absence ici des cellules, qui dans les deux autres formations viennent s'appliquer contre la face inférieure de la cuticule et la masquent en partie.

2° LA BASALE. — La basale est extrêmement mince et ne révèle, aux plus forts grossissements, aucun détail de structure. Elle doit provenir, comme toutes les basales, de la partie profonde des cellules de soutien qui environnent l'organe latéral.

3° LES CELLULES SENSORIELLES. — Ce sont elles que JEENER a décrites sous le nom de « grandes cellules sensorielles » et de « petites cellules sensorielles ». Ici, nous n'en avons vu que d'une taille et qui correspondent aux secondes nommées par JEENER.

Leurs noyaux, ronds ou légèrement ovales, assez pauvres en chromatine, se trouvent réunis en amas très dense tout autour de la zone ciliée, entre la basale et la cuticule dont ils remplissent complètement l'intervalle. Le cytoplasme, peu abondant autour du noyau, se prolonge en avant par un long filament qui court le long de l'épiderme, puis se dirige en ligne droite vers la cuticule qu'il traverse. Ces filaments, extrêmement nombreux, à peu près parallèles entre eux, forment une trame serrée donnant une allure très particulière à l'organe latéral. JEENER, n'utilisant pas une coloration spécifique, ne pouvait

espérer, ainsi qu'il le dit lui-même, « fournir des renseignements nouveaux sur les terminaisons sensorielles » (1927, p. 103).

Grâce à la coloration très fine obtenue par le trichromique de Masson, je puis apporter des précisions sur la structure des cils. Chacun des prolongements protoplasmiques des cellules sensibles traverse la cuticule après s'être renflé deux fois. Le premier renflement a la forme d'un fuseau très allongé (fig. 6, *C*, bâtonnet : *bat.*); le second, au-dessus de lui, est piriforme et constitue le corpuscule basal (*Cb.*) prolongé par le cil extérieur. Ces deux renflements se colorent en rouge sombre par la fuchsine acide et même se teintent légèrement de noir par l'hématoxyline (fig. 6, *A*). Tous les fuseaux portés par les prolongements protoplasmiques sont à égale distance de la cuticule; au-dessus, les corpuscules basaux le sont aussi, si bien qu'on croirait voir deux lignes foncées parallèles et continues. Ce n'est qu'avec un fort grossissement (1 600) qu'on arrive à les résoudre en éléments distincts et à situer ceux-ci sur le trajet des prolongements cellulaires aboutissant aux cils. La difficulté est accrue du fait de la présence d'une bande colorée en rouge par la fuchsine et qui s'étend à travers tout l'organe latéral, à la hauteur des bâtonnets. Cette bande ressemble au liséré éosinophile signalé par BOBIN (1944, pl. 2, fig. 21, et 1948, p. 142, fig. 4), sous les corpuscules basaux des soies des Annélides. Mais elle ne peut, en aucune manière lui être comparée; car dans l'exemple cité, le liséré fait partie de l'appareil ciliaire dont il constitue le point de départ, tandis qu'ici, la membrane se trouve tendue en travers des cils, mais ne leur appartient pas. Elle représente seulement la partie profonde de la cuticule, ainsi que nous venons de le montrer plus haut. Les corpuscules basaux sont logés sous le liséré superficiel de la cuticule, en pleine zone anhiste de celle-ci; les bâtonnets y sont également engagés, mais leur base est prise dans la partie profonde qui se laisse colorer par la fuchsine. Les cils absorbent aussi énergiquement la fuchsine acide, ils sont épais et courts, ne dépassant pas 15 microns de longueur. L'accumulation des noyaux empêche de voir la connexion nerveuse profonde des cellules sensibles, mais tout ce qu'on sait de l'organisation des Annélides Polychètes permet de supposer qu'elle consiste en un prolongement protoplasmique qui va se raccorder au faisceau de fibres qui courant le long de la basale se rattache à la chaîne ventrale, au niveau du ganglion.

4° LES CELLULES DE SOUTIEN. — JEENER affirme qu'elles n'existent pas. En fait elles sont rares, ne se rencontrent qu'aux confins de l'organe latéral et se présentent sous une forme très spéciale que nous n'avons rencontrée nulle part ailleurs. Le noyau est du même type que ceux des cellules sensibles. Le corps cellulaire est réduit à un simple filament, un peu plus gros que les prolongements voisins et se dirige, comme eux, vers la cuticule. A cet endroit, il se renfle en massue et se loge dans la partie moyenne de celle-ci, sa tête élargie reposant sous le liséré superficiel du tégument. L'ensemble prend la fuchsine acide comme les filaments sensitifs, se comporte comme l'un d'entre eux, mais ne se termine pas par l'appareil ciliaire décrit plus haut. Ces cellules ont certainement la même origine que les cellules sensorielles et doivent être considérées comme des éléments sensitifs dégénérés qui ont évolué vers un rôle de soutien.

Autour de l'organe latéral, au delà de la masse formée par les noyaux des cellules sensibles, on retrouve le type habituel des cellules de soutien, avec leur structure fibreuse et leurs éléments enchevêtrés. Si bien que l'organe latéral, d'origine épidermique comme les organes nucaux et dorsaux, tranche beaucoup plus que ceux-ci sur le tégument environnant.

L'organe latéral d'*Aricia Latreillii* et d'*Aricia foetida*.

L'organe latéral qu'*Aricia foetida* et *Aricia Latreillii* possèdent dès le 1^{er} sétigère, sur tous leurs segments, est placé à la base du cirre dorsal. C'est un bouton, à peine saillant, d'une soixantaine de microns de longueur, duquel émergent, en rangs serrés, quelques centaines de cils raides. L'allure extérieure de cet organe est exactement la

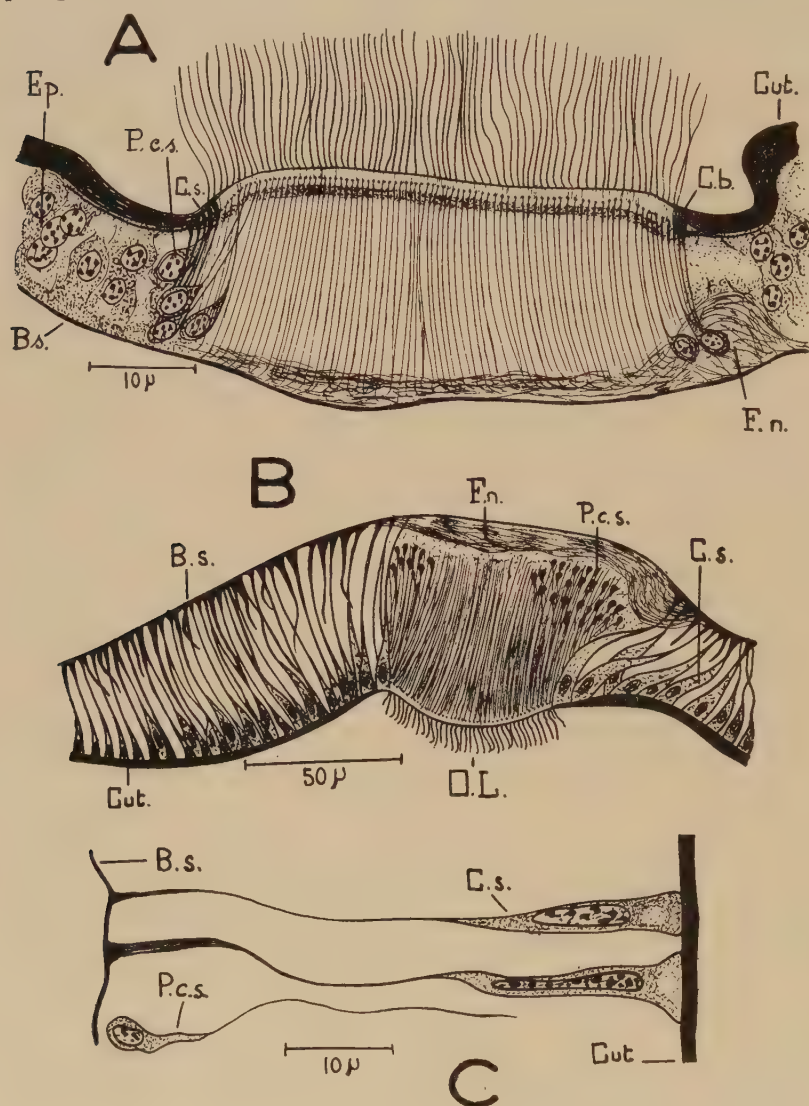


FIG. 7.

A. *Scoloplos armiger*.
Coupe transversale
de l'organe latéral.

P. c. s., petite cellule
sensitive;

C. s.,
cellule de soutien;
C. b., corpuscule basal;

Cut., cuticule;

Ep., épiderme;

F. n., fibre nerveuse;

Bs., basale.

B. *Aricia Latreillii*.

Organe latéral,
coupe transversale.

O. L., organe latéral.

C. *Aricia Latreillii*.

Organe latéral :
cellules sensorielles
et cellules de soutien.

même chez ces deux espèces. Situé au fond d'une large dépression ménagée entre le cirre dorsal et la rame ventrale, il se détache en léger relief sur la bande uniforme de l'épiderme. Sa structure interne se rapproche beaucoup de celle de *Scoloplos armiger*.

Aricia Latreillii. — Les cellules sensibles (fig. 7, B) ont toutes la même taille et sont à classer parmi les « petites cellules sensibles » de JEENER. Leur extrémité distale

présente les deux renflements que nous avons décrits : corpuscule basal et bâtonnet ; cependant ce dernier n'a pas ici la forme d'un fuseau allongé, mais celle d'un petit cylindre. Sur les bords de l'organe, on ne trouve pas, comme chez *Scoloplos armiger*, des éléments de soutien de forme particulière, mais seulement les habituelles cellules arc-boutées d'une part sur la basale et d'autre part sous la cuticule (fig. 7, C). Celles-ci se continuent sans changement dans l'épiderme voisin.

Aricia foetida. — Il se rapproche davantage de la description de JEENER, car il possède deux sortes de cellules sensorielles : Les « petites cellules sensibles » rencontrées chez *Scoloplos armiger* et *Aricia Latreillii*, et de plus, les « grandes cellules sensibles » que cet auteur a décrites comme se trouvant chez toutes les formes qu'il a étudiées.

Conclusion sur l'organe latéral des Ariciidæ.

JEENER (1927, p. 102) a suffisamment bien dit en quoi EISIG et NILSSON se sont trompés sur l'histologie de l'organe latéral, pour qu'il nous soit utile d'y revenir. Notons seulement ce qui distingue cet organe, chez les *Ariciidæ*, de l'organe nucal, dans la même famille : 1° *l'innervation*, qui est d'origine cervicale pour l'organe nucal et d'origine ventrale pour l'organe latéral ; 2° *les cils*, mobiles dans le premier cas et raides dans le second ; 3° *la constitution de l'appareil ciliaire*, l'organe nucal étant formé d'un petit nombre de cellules possédant chacune plusieurs dizaines de cils, l'organe latéral étant constitué d'une très grande quantité de cellules sensorielles n'ayant chacune qu'un seul cil.

Dans ces conditions, il n'est pas possible de se ranger à l'opinion de NILSSON, dont le seul argument était l'identité de structure qu'il avait cru reconnaître aux deux organes, et nous déclarons, avec BINARD et JEENER (1928, p. 234), que les organes nucaux et latéraux des *Ariciidæ* ne sont pas homologues.

SPIONIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — AUDOUIN et MILNE-EDWARDS (1834, t. II, p. 263), DE QUATREFAGES (1865, t. I, pp. 441-444-445), CLAPARÈDE (1868, pp. 327 et ss.), RACOVITZA (1896, p. 248), MESNIL (1896, t. XX, pp. 110 et ss., et 1897, t. XXX, p. 83), DE SAINT-JOSEPH (1898, p. 350), ne font aucune mention des organes sensitifs des *Spionidæ*. ATTEMS (1902, p. 188) croit avoir trouvé l'organe nucal de *Nerine cirratulus* et décrit sommairement l'aspect extérieur des organes nucaux et dorsaux de *Scolecopsis fuliginosa*. ALLEN (1905) étudie l'organe latéral de *Pæcilochætus*. CERRUTI (1908, *vide* SÖDERSTRÖM, 1920, p. 117) signale les organes dorsaux chez *Microspio*. SÖDERSTRÖM (1920, pp. 84-143 ; 1923, pp. 327 et ss. ; 1930, pp. 1-19) donne une magistrale étude sur les organes dorsaux des *Spionidæ*. FAUVEL (1927, pp. 26 et ss.) les indique dans sa Faune de France, pour la plupart des formes qu'il cite. HANSTRÖM (1927 et 1928, p. 347, fig. 15) étudie le système nerveux céphalique de *Scolecopsis squamata*. JEENER (1927, p. 108) découvre la véritable structure des organes latéraux. BINARD et JEENER (1928, p. 181) fournissent une interprétation des organes nucaux et dorsaux, que SÖDERSTRÖM combattra (1930, p. 1), ainsi que nous le ferons nous-même à la fin de notre travail.

ORGANES NUCAUX DES *SPIONIDÆ*

Les organes nucaux sont situés à la partie postérieure du prostomium, sur la face dorsale. Ils sont portés par la carène terminale, ou bien sont logés à son contact immédiat. Ceci fait dire à BINARD et JEENER (1928, p. 183) que « les organes des Spionidiens se présentent, comme chez les Amphinomides, sous la forme d'une caroncule », et les amènent à des conclusions que nous nous proposons de discuter plus loin.

Nous examinerons en détail trois *Spionidæ* : *Nerine foliosa* (AUDOUIN et MILNE-EDWARDS), *Nerine cirratulus* (DELLE CHIAJE) et *Scolecipis fuliginosa* (CLAPARÈDE).

Organe nucal de *Nerine foliosa*.

Cette espèce possède deux organes nucaux, situés de part et d'autre de la pointe postérieure de la caroncule (fig. 8, A).

SÖDERSTRÖM, ne s'attachant pas à les décrire exactement, les représente comme deux plages ciliées triangulaires (1920, p. 113, fig. 100). En réalité, chacun d'eux est constitué par deux lignes se rejoignant et formant un « v », dont la pointe tournée vers l'arrière est légèrement inclinée vers la ligne médiane. La paroi du corps est aplatie dorsalement, elle s'épaissit de crêtes transversales allant, sur chaque segment, d'une branchie à l'autre. Ces crêtes portent des cils dont nous verrons la structure et la signification : elles ne peuvent, en aucune manière, être assimilées à des organes dorsaux. Chaque segment présente également sur ses deux parapodes une paire d'organes latéraux, analogues à ceux que nous avons vus chez les *Ariciidæ*.

ETUDE DU CERVEAU. — Le cerveau est situé à fleur de peau, dans la partie postérieure du prostomium. Il forme, entre les points d'insertion des palpes, un ensemble constitué par deux masses nerveuses placées l'une au-dessus de l'autre et envoyant, chacune au-dessous de la bouche, une double branche péri-œsophagienne. De la partie inférieure du cerveau, s'échappent vers l'avant deux racines ventrales, qui vont s'accoler latéralement avec les deux racines dorsales partant tout à fait à l'arrière de la masse supérieure. Elles confluent à mi-hauteur et leur jonction donne le collier œsophagien. A ce niveau, le cerveau forme un bloc assez compact et relativement isolé du tégument. En avant des racines ventrales, il pénètre celui-ci de ses éléments et constitue un système neuro-épidermique formant voûte dans toute la portion antérieure du prostomium. A l'arrière de la racine dorsale, part un nerf se rendant à l'organe nucal.

La partie corticale du cerveau est constituée antérieurement par de petites cellules nerveuses, mêlées çà et là de quelques grosses cellules ganglionnaires, ces dernières deviennent de plus en plus nombreuses à mesure qu'on progresse vers la partie postérieure, où elles forment une masse compacte, spécialement au point de départ du nerf nucal. La partie médiane est formée de trajets fibrillaires et surtout de substance ponctuée.

Ainsi, le cerveau de *Nerine foliosa* ne se laisse pas enfermer dans la classification de RACOVITZA, et il est impossible d'y retrouver les trois cerveaux (antérieur, moyen et postérieur) de cet auteur. Il est notablement plus condensé, ce qui n'a rien de remarquable, puisque les organes sensitifs sont ici fort réduits sur le prostomium.

ETUDE DE L'ORGANE NUCAL. — L'organe nucal ne fait pas partie du cerveau proprement dit, puisqu'il s'en détache par le moyen d'un nerf. Il n'appartient pas non plus à la caroncule que forme la pointe postérieure du prostomium. La ligne ciliée qui le constitue est creusée dans le tégument dorsal, à l'endroit où celui-ci se raccorde

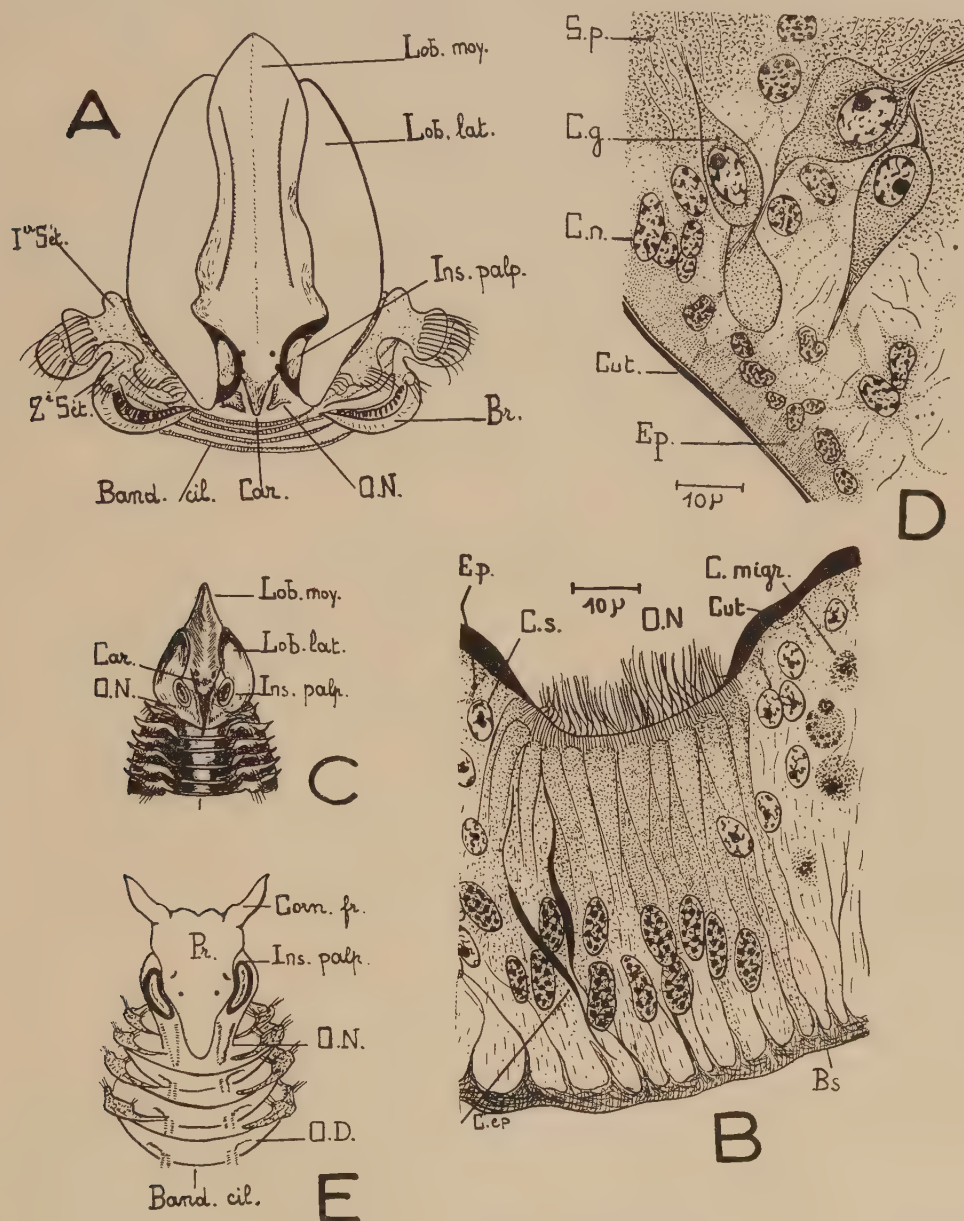


FIG. 8. — A. *Nerine foliosa*. Prostomium sans les palpes. Lob. moy., lobe médian; Lob. lat., lobe latéral; Ins. palp., insertion des palpes; Br., branchie; O. N., organe nucal; Car., caroncule; Band. cil., bandes ciliées; 1^{er} Sét., premier sétigère; 2^e Sét., second sétigère. — B. *Nerine foliosa*. Organe nucal. Cut., cuticule; Ep., épiderme; C. s., cellule de soutien; C. m., cellule migratrice; Bs., basale; C. ép., cellule nerveuse épidermique. — C. *Nerine cirratulus*. Prostomium sans les palpes. — D. *Nerine cirratulus*. Cerveau antérieur; S. p., substance ponctuée; C. g., cellule ganglionnaire; C. n., cellule nerveuse. — E. *Scolelepis fuliginosa*. Prostomium sans les palpes; Corn. front., cornes frontales; Pr., prostomium; O. D., organes dorsaux.

avec la caroncule. Il ne forme qu'un pli minime, d'où émergent les cils vibratiles, que l'on peut voir s'agiter sur l'animal vivant. Cet organe n'est pas rétractile, comme celui des *Ariciidæ*, et se trouve toujours en action. Les anesthésiques qui endorment l'Annélide et l'empêchent de se mouvoir, n'interrompent pas sa vibration. Celle-ci semble engendrer un mouvement tourbillonnaire de l'eau, très difficile à bien voir, à cause de la perturbation créée tout près par les rangées de grosses cellules ciliées dorsales qui, elles non plus, ne sont pas arrêtées par l'anesthésie.

DISPOSITION DES ÉLÉMENTS. — Elle ne diffère pas profondément de celle de l'épiderme voisin. On peut y suivre, entre la cuticule et la basale, la continuité des divers éléments et la spécialisation sensitive qu'ils y subissent. Les noyaux apparaissent cependant en nombre plus considérable qu'aux alentours et c'est ce qui permet de déceler tout de suite l'organe nuchal. Celui-ci comprend surtout des cellules ciliées qui abondent dans toute la partie centrale, des cellules de soutien se groupant plutôt sur le pourtour, et enfin des cellules migratrices elles aussi rejetées sur les bords (fig. 8, B).

La cuticule. — La cuticule n'a rien de remarquable. Elle continue celle de l'épiderme, en subissant, dans la région des cils, la modification que nous avons déjà signalée chez les *Ariciidæ*.

La basale. — Située à quelque 60 microns de la cuticule, elle ne subit aucun changement au-dessous de l'organe nuchal. Elle y garde l'épaisseur assez considérable (3 à 4 microns) qu'on lui trouve partout chez *Nerine foliosa*.

Les cellules ciliées. — Elles représentent la majeure partie de l'organe sensitif. Ce sont de grands éléments allongés (50 microns sur 6 à 7), alignés régulièrement les uns à côté des autres, et tendus en ligne droite entre la basale et la cuticule. Chaque cellule émet des cils nombreux et fins, débutant par un corpuscule basal acidophile. Ceux-ci, alignés entre eux, suivant un arc de cercle assez ouvert, déterminent une suite de festons bordant intérieurement la cuticule et correspondant chacun à une cellule. Les cils ne dépassent guère 15 microns de longueur et ne s'étendent pas sur plus de 30 à 40 microns de largeur. Cependant, l'organe nuchal est assez considérable, étant donné la longueur de la ligne ciliée qui se développe sur les deux branches convergentes que nous avons décrites.

Les cellules nerveuses épidermiques. — Extrêmement rares, elles ont un long noyau effilé très chargé de chromatine, et à peine recouvert de cytoplasme.

Les cellules de soutien. — Elles n'apparaissent pratiquement qu'à la bordure de l'organe qu'elles raccordent ainsi au reste de l'épiderme. Aux abords immédiats des cellules ciliées, elles conservent l'allure ordonnée de ces dernières, puis passent rapidement à celle qui caractérise le tégument; c'est-à-dire à l'éparpillement des noyaux, disposés en tous sens dans la partie profonde, et formant un cordon presque rectiligne et mononucléaire, immédiatement sous la cuticule.

Les cellules migratrices. — Il ne s'en trouve qu'à la périphérie de l'organe nuchal. Selon l'interprétation qu'en a donnée RACOVITZA (1895, p. 465, et 1896, p. 271), ce sont des éléments dépourvus de membrane et souvent de noyau. Ils sont venus là par diapédèse à travers la basale et doivent être considérés comme de vieux amibocytes en

dégénérescence, qui achèvent de se résorber. Ils apparaissent sous la forme d'amas de fines granulations jaunâtres, groupées autour d'un reste de noyau à la chromatine effrangée. Ces cellules ne doivent pas être regardées comme faisant partie intégrante de l'organe nucal. Elles n'en sont que des éléments très accidentels.

Organe nucal de *Nerine cirratulus*.

Nerine cirratulus possède un prostomium allongé en forme de cône aigu vers l'avant, et se terminant postérieurement par une caroncule pointue atteignant le troisième sétigère et soudée au tégument dorsal (fig. 8, C).

Le prostomium comprend un lobe médian acuminé à ses deux extrémités et deux lobes latéraux plus petits. Son organe nucal a la même forme que celui de *Nerine foliosa*, mais la branche interne du « V » formé par les deux lignes ciliées se trouve en grande partie sur la caroncule elle-même. Elle rejoint vers l'arrière l'autre bande qui s'est développée uniquement sur le tégument. Chacun des segments du corps porte deux branchies latérales et deux crêtes transversales allant d'une branchie à l'autre, et garnies d'une ligne continue de cils. Comme chez *Nerine foliosa*, il y a aussi des organes latéraux à chaque segment.

CERVEAU. — BINARD et JEENER (1928, p. 179 et fig. 24) en ont décrit avec soin la morphologie; il ressort de leur étude que le cerveau de *Nerine cirratulus* est très voisin de celui de *Nerine foliosa*. Précisons qu'il est contenu tout entier dans le lobe médian du prostomium et ne déborde guère le trapèze formé par les yeux. Il est donc très condensé. Vers l'arrière, il se divise en deux lobes importants qui donnent naissance aux racines dorsales. Celles-ci occupent une place notable dans la région postérieure des lobes latéraux, et fournissent les nerfs nucaux. Dans toute la partie moyenne du cerveau, les cellules nerveuses et les grosses cellules ganglionnaires forment à peu près seules la zone corticale entourant la substance ponctuée. Vers l'avant, elles se mélangent de cellules de soutien épidermiques (fig. 8, D) et à la partie postérieure; elles sont accompagnées de cellules glandulaires, qui peu à peu les remplacent et garnissent la crête de la caroncule.

ORGANE NUCAL. — Il résulte, de ce que nous avons dit, que l'organe nucal de *Nerine cirratulus* ne présente pas, au point de vue morphologique, de différence essentielle avec celui de *Nerine foliosa*. La position d'une partie de cet organe sur la caroncule, n'implique pas pour lui une spécificité particulière, car la caroncule n'en comporte elle-même aucune. Elle représente seulement une portion du tégument renflée en tuile et soutenue par un arc musculaire. Sa portion antérieure qui abrite le cerveau est du type banal épidermique : cellules de soutien, mêlées de quelques éléments nerveux venus du cerveau (fig. 9, B, 1); plus en arrière, la partie médiane formant crête devient glandulaire (fig. 9, B, 2) et atteint son maximum d'extension au niveau de l'organe nucal (fig. 9, B, 3). Enfin les cellules épidermiques ordinaires réapparaissent et la caroncule se termine en une étrave abrupte soudée à la paroi dorsale, entre le 2° et le 3° segment (fig. 9, B, 4-5). La caroncule n'est donc pas mieux adaptée que le reste de l'épiderme pour remplir une fonction sensitive. Nous avons d'ailleurs vu, qu'en fait, la caroncule de *Nerine foliosa* ne comporte aucun dispositif sensoriel. Le nerf nucal court, au ras

de la basale, sous tout l'espace occupé par les deux lignes confluentes qui constituent l'organe cilié. Il est issu d'un massif de cellules bipolaires situées à la limite du cerveau et envoyant leurs fibres s'épanouir jusqu'au milieu de l'organe. Les cellules ciliées diffèrent peu de celles de *Nerine foliosa*; elles ont seulement un cytoplasme plus granu-

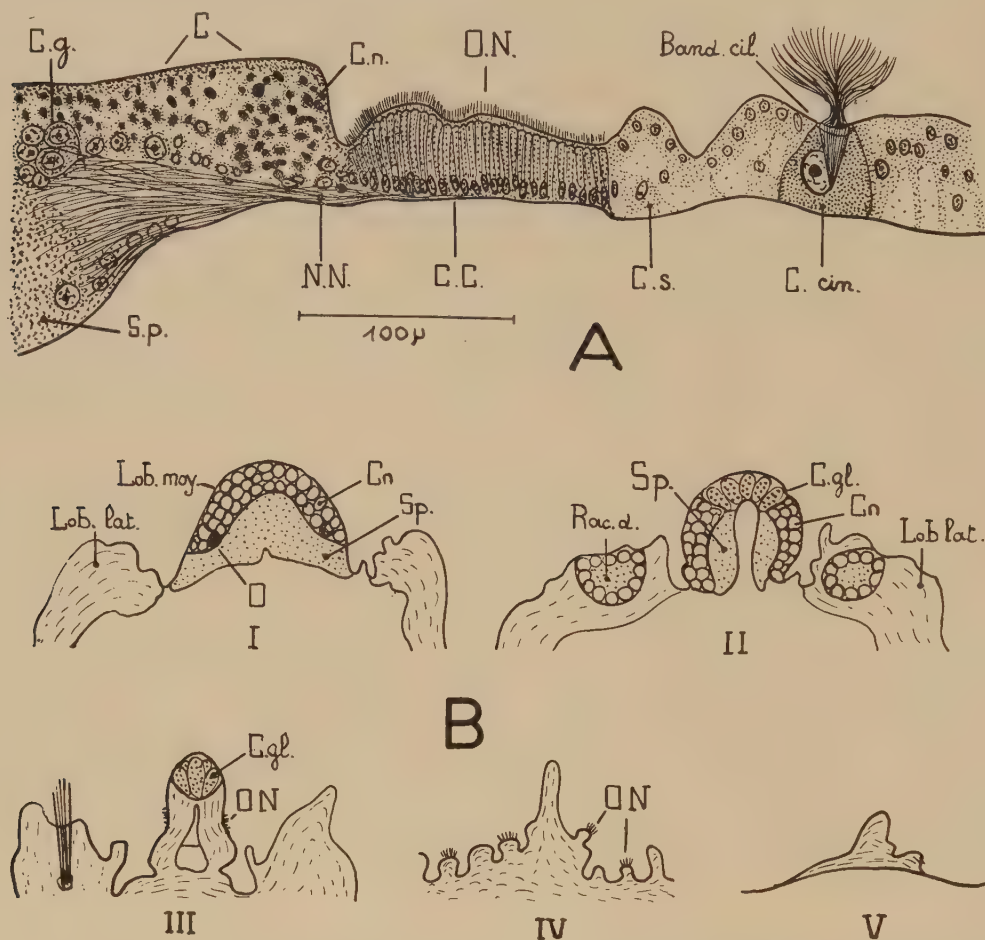


FIG. 9. — A. *Scolelepis fuliginosa*. Coupe longitudinale de la partie antérieure. C. g., cellule ganglionnaire; C. cerveau; C. n., cellule nerveuse; O. N., organe nuchal; Band. cil., bandes ciliées; C. cin., cellules cinétiques; C. s., cellules de soutien; C. c., cellules ciliées; N. N., nerf nuchal; Subst. punct., substance ponctuée. — B. *Nerine cirratulus*. Coupes transversales de la caroncule, figure schématique: I, cerveau moyen, au niveau des yeux. II, cerveau en arrière des yeux. III, partie antérieure de la caroncule. IV, partie moyenne de la caroncule. V, extrémité postérieure de la caroncule. Lob., lat., lobe latéral; Lob. moy., lobe moyen; C. n., cellule nerveuse; O., œil; Rac. d., racine dorsale; C. gl., cellule glandulaire.

leux et des cils plus épais. Très serrées les unes sur les autres, elles ne laissent de place aux cellules de soutien que sur les bords. Les cellules nerveuses épidermiques y sont fort rares, et nous n'y avons pas vu de cellules migratrices. Ce ne sont là que différences de détail. La similitude morphologique que nous avons signalée entre *Nerine foliosa* et *Nerine cirratulus* se double donc d'une similitude histologique.

Organe nucal de *Scolelepis fuliginosa*.

SÖDERSTRÖM (1920, p. 106, fig. 89) a figuré schématiquement les organes ciliés portés par cette Annélide : 1° Deux bandes transversales sur chaque segment. 2° Deux paires d'organes dorsaux longitudinaux en plus, sur les 18 premiers.

Les bandes transversales forment sur chaque segment deux crêtes qui dessinent entre elles un croissant très plat dont les pointes s'appuient sur la base de la branchie. La bande antérieure, plus marquée, est continue; la bande postérieure, interrompue en deux endroits, est traversée perpendiculairement par deux paires de lignes de cils vibratiles beaucoup plus petits, qui sont les organes dorsaux (fig. 8, E). Le premier segment n'en comporte pas d'autres que ceux qui, venant de l'arrière du prostomium, forment une paire d'organes nucaux en « V », analogues à ceux que nous avons étudiés chez les deux espèces précédentes. Comme celles-ci, *Scolelepis fuliginosa* porte à chacun de ses segments deux organes latéraux.

CERVEAU. — Il n'y a pas lieu de donner une nouvelle description du cerveau de *Scolelepis fuliginosa*, qui n'offre aucune différence essentielle avec celui de *Nerine cirratulus*. HANSTRÖM l'a d'ailleurs décrit et figuré dans son mémoire sur les *Spionidæ* (1928, p. 347, fig. 15).

ORGANE NUCAL. — Le lobe médian du prostomium ne porte ici aucun élément cilié : les organes nucaux sont insérés sur les lobes latéraux et sur le 1^{er} segment. Ils sont séparés du tégument voisin par un léger sillon, que compense la hauteur des cils (fig. 10, A et 9 A). Du cerveau postérieur, partent deux nerfs ayant leur origine dans deux îlots de grosses cellules ganglionnaires bipolaires; ces nerfs passent sous les organes nucaux qu'ils pénètrent de leurs fibres et continuent leur trajet, au ras de la membrane basale de l'épiderme, cheminant parallèlement l'un à l'autre, jusqu'au 18^e segment. L'organe nucal ne présente pas de différence marquée avec ceux que nous avons décrits chez *Nerine foliosa* et *Nerine cirratulus*. On y trouve les mêmes cellules ciliées constituant la presque totalité de l'organe, les quelques cellules nerveuses épidermiques noyées dans cette masse, et enfin les éléments de soutien rangés sur les bords. Il n'y a aucune trace de cellules glandulaires ou migratrices.

Les organes nucaux de ces trois espèces de *Spionidæ* que nous avons étudiées sont donc absolument comparables, puisque leur situation, leur innervation et leur structure histologique sont identiques pour tout ce qu'il y a d'essentiel.

ORGANES DORSAUX DES *SPIONIDÆ*

Parmi les organes ciliés portés par les *Spionidæ*, à la face dorsale, il convient de distinguer deux catégories. La première comprend des bandes transversales en relief, allant d'une branchie à l'autre et constituées de grosses cellules munies de cils puissants: nous le appellerons « éléments cinétiques ». La seconde possède de petites cellules ciliées, du type de celles des organes nucaux, dont l'ensemble a reçu le nom « d'organes dorsaux ».

ÉLÉMENTS CINÉTIQUES. — Les bandes ciliées partent de la base des branchies et traversent toute la largeur du corps. Il en existe une ou deux par segment, selon les espèces. *Nerine foliosa*, *Nerine cirratulus* et *Scolelepis fuliginosa* en possèdent deux. Chez *Nerine foliosa*, les cellules ciliées sont disposées à intervalles réguliers sur les crêtes

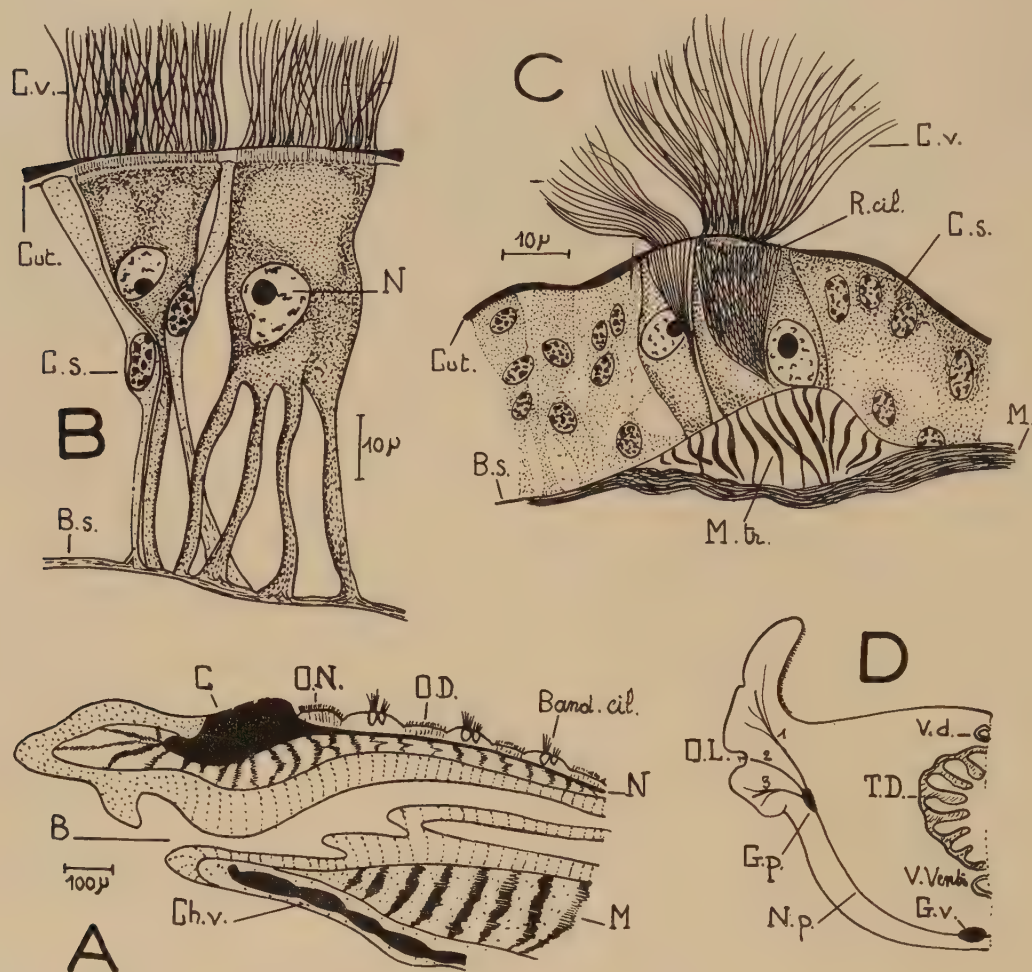


FIG. 10. — A. *Scolelepis fuliginosa*. Coupe longitudinale semi-schématique de la partie antérieure. C., cerveau; O. N., organe nuchal; O. D., organe dorsal; Band. cil., bandes ciliées; N., nerf; M., muscles; Ch. v., chaîne ventrale; B., bouche. — B. *Nerine foliosa*. Cellules des bandes ciliées dorsales. C. v., cils vibratiles; Cut., cuticule; C. s., cellules de soutien; Bs., basale; N., noyau. — C. *Scolelepis fuliginosa*. Cellules cinétiques des bandes ciliées dorsales. R. cil., racines ciliaires; M., muscle longitudinal; M. tr., muscle transversal. — D. Innervation de l'organe latéral des *Spionidae*. Figure schématique. O. L., organe latéral; G. p., ganglion pédieux; N. p., nerf pédieux; V. d., vaisseau dorsal; T. d., tube digestif; V. v., vaisseau ventral; G. v., ganglion ventral.

transversales et constituent sur les 70 premiers sétigères six mouchets de cils par segment. Les mouchets des bandes successives se trouvent être les uns derrière les autres, déterminant ainsi six lignes longitudinales de cils vibratiles, dont on distingue très bien les actions particulières sur le vivant, en mélangeant à l'eau un peu d'encre de Chine.

Scolelepis fuliginosa a des bandes transversales ciliées de façon presque continue.

Sur *Nerine cirratulus*, la ciliature ne subit aucune interruption d'un bord à l'autre. Dans ces trois cas, la cellule « cinétique » a une allure très caractéristique que SOULIER (1891, pl. V, fig. e, 182) a figurée très schématiquement dans la branchie des *Sabellidæ* et des *Serpulidæ*, et dont SÖDERSTRÖM a donné une mauvaise microphotographie (1920, pl. I, fig. 7). Les cellules cinétiques sont séparées les unes des autres par des éléments de soutien chez *Nerine foliosa* (fig. 10, B). Chez *Nerine cirratulus*, elles sont juxtaposées entre elles, sans autre intermédiaire; chez *Scolecopsis fuliginosa*, la première bande de chaque segment comprend en avant une rangée de très grosses cellules, puis en arrière, un second rang constitué par des cellules beaucoup plus petites, quoique encore très vigoureuses (fig. 10, C).

Le corps cellulaire est solidement fixé sur la basale par plusieurs attaches chez *Nerine foliosa*, par toute la surface de base chez *Nerine cirratulus* et *Scolecopsis fuliginosa*. Il est rempli d'un cytoplasme extrêmement dense, fortement granuleux et prenant énergiquement la fuchsine acide. Le noyau arrondi et volumineux possède un gros nucléole et quelques menus grains de chromatine. Les cils, au nombre d'une centaine, par cellule, sont épais et traversent en force la cuticule. Chez *Nerine foliosa*, ils sont dressés verticalement, presque parallèles entre eux. Chez *Scolecopsis fuliginosa*, ils subissent une constriction basale et une certaine torsion, avant de s'épanouir en forme de houppe. Il est à remarquer : 1° Que les cellules ciliées de la branchie ont exactement la même structure et les mêmes dimensions; 2° que d'autre part, les seules espèces qui ne présentent pas ces bandes cinétiques sont celles qui ne possèdent pas de branchies (*Disoma*, *Spiophanes Kröyeri*). Nous sommes donc fondés à conclure que ces formations ne font que continuer la branchie et qu'elles n'ont aucun rôle sensitif à remplir; par contre, la vigueur de leurs cils en font des organes efficaces pour le brassage de l'eau et son renouvellement au contact du corps. Elles ne reçoivent aucun filet nerveux du cerveau et participent seulement à l'innervation de la branchie.

ORGANES DORSAUX. — Ceux-ci sont très différents des précédents. Des trois espèces précitées, seule *Scolecopsis fuliginosa* possède des organes dorsaux. Ils apparaissent sous la forme de bandelettes ciliées longitudinales, dont chacun des 17 premiers segments portent deux paires, situées de part et d'autre de la ligne médiane dorsale. A cet endroit, la bande transversale s'interrompt, pour reprendre immédiatement après. La bandelette la plus externe de chaque paire a sa portion antérieure déviée latéralement, la bandelette interne est toute droite. SÖDERSTRÖM (1930, p. 1) et JENNER (1927, p. 120) ont déjà signalé que ces organes reçoivent de la partie postérieure du cerveau deux cordons nerveux, qui cheminent parallèlement l'un à l'autre, sous le tégument, dans toute la partie antérieure de l'Annélide.

L'étude histologique montre que ces organes ne sont pas différents des organes ciliés portés par le prostomium. Les organes dorsaux successifs ont tous la même allure, mais leur taille diminue à mesure qu'on s'éloigne du prostomium. Alors que les cellules ciliées de l'organe nucal atteignent environ 50 microns de hauteur, celles de l'organe dorsal du 8^e segment n'ont plus que 20 microns et les suivantes encore moins.

De leur commune innervation par la partie postérieure du cerveau, de leur identité de structure, il résulte qu'organes nucaux et dorsaux sont homologues chez *Scolecopsis fuliginosa*, bien que portés respectivement par le prostomium et par les segments du corps.

Si *Nerine foliosa* et *Nerine cirratulus* ne possèdent pas d'organes dorsaux semblables,

il ne faut pas en conclure que ceux-ci sont exceptionnels chez les *Spionidæ*. SÖDERSTRÖM (1930, p. 7) les a étudiés chez un grand nombre de types de cette famille et nous aurons à y revenir pour discuter l'interprétation de BINARD et JENNER, qui font de la partie antérieure des *Spionidæ*, une véritable caroncule provenant du prostomium et portant des organes nucaux supplémentaires.

ORGANES LATÉRAUX DES *SPIONIDÆ*

DESCRIPTION. — Les *Spionidæ* portent sur chacun de leurs segments, une paire d'organes latéraux analogues à ceux que nous avons étudiés chez les *Ariciidæ*. Ce sont de petits boutons, hérissés de cils raides et situés sur chaque parapode, exactement entre les deux rames dorsale et ventrale.

ALLEN (1904) a décrit rapidement les organes latéraux de *Pæcilochætus* de la famille des *Disomidæ*, très voisine de celle des *Spionidæ*, mais sans établir leur histologie exacte. JEENER (1927) a donné une description beaucoup plus complète de *Nerine cirratulus* et conclu à l'existence, dans l'organe latéral : 1° de cellules sensorielles envoyant un filament unique à travers la cuticule; 2° de cellules de soutien formant l'axe médian de l'organe. Les cils des cellules sensibles sont séparés, les uns des autres, par des « cadres intercellulaires » (p. 108) au voisinage de la cuticule. Nous allons voir ce qu'il en est, dans les trois types sur lesquels ont porté notre étude.

Nerine foliosa, *Nerine cirratulus* et *Scolecopsis fuliginosa*.

Les grandes ressemblances de ces trois espèces, au point de vue de l'organe latéral, nous permettent de faire une étude commune. L'organe latéral apparaît dès le 1^{er} sétigère et se retrouve régulièrement à tous les parapodes, jusqu'à l'extrémité postérieure. Il est marqué par une légère convexité, située au fond de l'échancrure déterminée par les deux rames dorsale et ventrale (fig. 11, A, B, C).

Tout comme celui des *Ariciidæ*, l'organe latéral des *Spionidæ* n'apparaît jamais sur le prostomium et n'a aucune relation directe avec le cerveau. Tous ces organes sensitifs, y compris ceux du 1^{er} sétigère, qui se trouve presque au contact de la masse cérébrale, reçoivent un filet nerveux venant de la chaîne ventrale, après un relais dans le ganglion pédieux (fig. 10, D). Le caractère métamérique est donc ici parfaitement conservé puisqu'il n'y a aucune fusion nerveuse d'un segment à l'autre, comme il s'en produit pour les organes dorsaux.

L'organe latéral se compose : 1° de cellules sensibles; 2° de cellules de soutien.

CELLULES SENSITIVES. — Elles se rencontrent en très petite quantité, au-dessous de la zone ciliée. Elles sont accumulées, tout autour de celle-ci, sous l'épiderme voisin, au nombre de plusieurs centaines, s'étalant sur 150 microns de longueur, alors que l'organe n'occupe en surface que 30 à 40 microns. Ce sont des cellules bipolaires, dont la base est formée d'un prolongement cytoplasmique qui va se perdre dans le ganglion pédieux. Certaines de ces cellules ont de gros noyaux clairs (grandes cellules sensibles); d'autres, des noyaux plus petits et chargés de chromatine (petites cellules sensibles). Chacune d'elles envoie un prolongement distal épais qui traverse la zone inférieure de la cuticule,

se renfle en un granule allongé en passant dans la partie moyenne et émerge au dehors sous la forme d'un cil rigide. La répartition générale des cellules et leurs caractéristiques histologiques sont donc les mêmes que chez les *Ariciidæ*. Chez *Scolecipis fuliginosa*

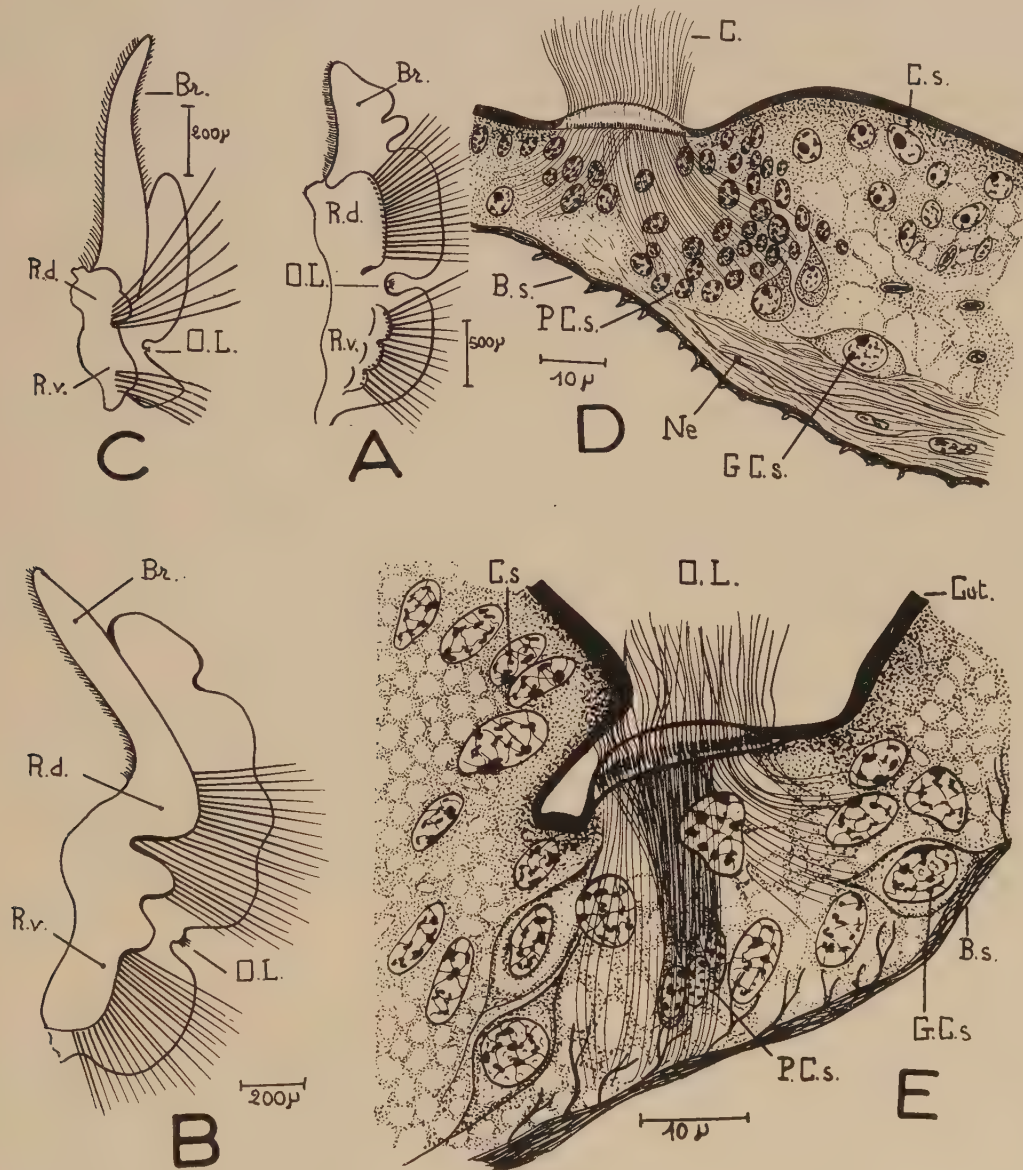


FIG. 11. — A. *Nerine foliosa*. Parapode antérieur. Br., branchie; O. L., organe latéral; R. d., rame dorsale; R. v., rame ventrale. — B. *Nerine cirratulus*. 18^e parapode. — C. *Scolecipis fuliginosa*. 5^e parapode. — D. *Scolecipis fuliginosa*. Organe latéral. C., cils; C. s., cellules de soutien; Bs., basale; P. cs., petite cellule sensitive; Ne., nerf; G. cs., grande cellule sensitive. — E. *Nerine cirratulus*. Organe latéral.

ginosa, le champ sensoriel entier est occupé uniquement par les racines ciliaires des cellules rangées à la périphérie, racines qui arrivent de tous les côtés et se répartissent uniformément sous la zone ciliée (fig. 11, D). Chez *Nerine cirratulus*, JEENER (1927, p. 108)

a signalé un faisceau médian de cellules de soutien. Il est bien inutile d'essayer de les discerner sur la figure qu'il en donne (microphotographie 1, pl. III). Nous ne les avons pas retrouvées davantage sur nos coupes (fig. 11, E).

Quant aux « cadres intercellulaires » dont parle JEENER (p. 108), nous savons déjà par l'étude des *Ariciidae* qu'ils représentent ici la partie profonde de la cuticule, rougie par la fuchsine et tronçonnée par le passage des cils. Nos coupes de *Nerine cirratulus* les mettent spécialement bien en évidence, en même temps que les corpuscules basaux des cils. Chez *Nerine cirratulus*, les corpuscules sont en pleine substance anhiste de la cuticule; chez *Nerine foliosa* et *Scolecopsis fuliginosa*, ils sont plus profonds et se trouvent au contact du liséré interne de celle-ci. Chez tous, on remarque un second granule extrêmement fin, se trouvant à l'endroit où le cil émerge de la cuticule. Ceci est également conforme à nos observations chez les *Ariciidae*.

CELLULES DE SOUTIEN. — Elles n'apparaissent, chez les trois espèces précitées, que sur le pourtour; elles ont la forme habituelle: grêles à la base, elles s'aplatissent largement au contact de la cuticule. Cependant, chez *Nerine cirratulus*, nous avons trouvé, d'un seul côté de l'organe sensitif d'ailleurs, des éléments qui ont toute l'apparence des cellules sensitives typiques, mais dont le prolongement cytoplasmique ne traverse pas la cuticule et vient, en quelque sorte, s'écraser contre elle. Ce sont probablement des cellules sensitives qui ont été recouvertes trop tôt par la cuticule compacte sécrétée par les cellules voisines et n'ont pas pu développer leurs cils au dehors. Les racines ciliaires se sont renflées de toute cette substance inemployée et ont constitué de petites massues. Ces éléments sont absolument comparables aux cellules sensitives dégénérées, que nous avons signalées dans l'organe latéral de *Scoloplos armiger*.

CONCLUSION. — Il n'est pas inutile de noter la ressemblance très grande qui existe entre les organes latéraux des *Spionidae* et ceux des *Ariciidae* précédemment étudiés.

Leur disposition métamérique, leur situation entre les rames de chaque parapode, leur innervation venant de la chaîne ventrale et enfin leurs éléments histologiques et la distribution de ceux-ci dans la zone ciliée et aux alentours sont autant de points communs, qui les rapprochent les uns des autres et les séparent en même temps des organes nucaux et dorsaux dans ces mêmes familles.

CIRRATULIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — DE QUATREFAGES (1861, t. 1, pp. 460 et ss.) ne donne que des diagnoses rapides. DE SAINT-JOSEPH (1894, p. 48, et 1898, p. 346) n'indique pas les organes nucaux d'*Audouinia tentaculata* et de *Dodecaceria concharum* qu'il étudie. EISIG (1887, p. 498) les note rapidement. MEYER (1887, pp. 624 et ss.; pl. XIII, fig. 6, et 1901, pp. 316 et ss.) figure une coupe sagittale schématisée du cerveau de *Chætozone setosa* où l'organe nucal est représenté comme formant le cerveau postérieur. CUNNINGHAM et RAMAGE (1888, pp. 644 et ss.), MAC INTOSH (1911, p. 164, et 1915, p. 242), n'en disent rien. RACOVITZA (1896, p. 167) cite MEYER et reproduit la figure de *Chætozone setosa*. CAULLERY et MESNIL (1898, p. 12, et pl. II, fig. 10) donnent une rapide silhouette de *Dodecaceria concharum* et notent que cet organe n'est pas exsertile. FAUVEL (1916, p. 447, et 1927, pp. 91 et ss.) figure les organes nucaux de *Dodecaceria concharum*.

BINARD et JEENER (1928, pp. 193 et ss.) étudient le cerveau de *Audouinia tentaculata* et de *Dodecaceria concharum*, et indiquent, en passant, la situation de l'organe nucal d'*Audouinia tentaculata*.

Aucune étude d'ensemble n'a été entreprise.

Audouinia tentaculata et Cirratulus cirratus.

Ces deux formes présentant de grandes ressemblances, nous allons les étudier simultanément (fig. 12, A-B).

CERVEAU. — MEYER (1888, p. 624) a décrit le cerveau de *Chætozone setosa*, espèce voisine. Il y trouve 5 paires de ganglions dont il donne la figure (1887, pl. XXXII, fig. 6). RACOVITZA (1896, p. 166) le cite et note : « Les ganglions, d'après mon expérience personnelle, sont loin d'être aussi distincts que l'indique la figure de MEYER. » Néanmoins, il part de cet exemple pour établir les trois parties théoriques du cerveau des Annélides. BINARD et JEENER (1928, pp. 197 et ss.), étudiant le cerveau de *Audouinia tentaculata*, y déterminent une zone dorsale postérieure et une zone ventrale située sous la première et quelque peu en avant de celle-ci; de chacune d'elles partent deux branches, dorsale et ventrale, formant la commissure œsophagienne. Le nerf nucal est situé sur la branche dorsale. Nous avons retrouvé cette structure chez *Audouinia tentaculata* et *Cirratulus cirratus* et constaté qu'il est bien inutile d'y rechercher les 5 paires de ganglions signalés par MEYER. Le cerveau tapisse toute la face dorsale du lobe céphalique. Il forme une voûte au-dessus de la bouche; voûte dont la couche externe est constituée de cellules nerveuses pénétrant complètement l'épiderme jusqu'à la cuticule et dont la couche interne est formée de substance ponctuée. Il est difficile de tracer une limite entre le cerveau moyen, portant les yeux chez *Cirratulus cirratus*, et le cerveau postérieur (fig. 12, D) ayant l'organe nucal; il est absolument impossible d'en fixer une, entre les cerveaux moyen et antérieur. Ceci s'explique par l'absence de tout appendice, à la partie antérieure du lobe céphalique : les ganglions n'ayant pas eu l'occasion de s'individualiser, pour innervier des zones différenciées les unes des autres. Des fibres partant en éventail de la masse centrale de substance ponctuée, s'étendent vers l'avant (fig. 12, E) et s'insinuent entre les cellules épidermiques.

Sur le trajet de la racine dorsale de la commissure œsophagienne prend naissance un gros nerf court qui s'épanouit dans une masse globuleuse importante, représentant l'organe nucal (fig. 12, D).

ORGANE NUCAL. — Il est bon de remarquer que celui-ci ne fait qu'imparfaitement partie du cerveau proprement dit, puisqu'il résulte de la conjonction de la partie postérieure de celui-ci et d'un nerf issu du collier œsophagien. Nous verrons d'autres cas où l'organe nucal se sépare encore plus nettement du cerveau et doit être rattaché au premier segment du corps, plutôt qu'au prostomium.

L'organe nucal, quoique bien développé, est assez peu visible sur l'animal, car la fossette au fond de laquelle il se trouve est presque fermée sur elle-même. Cette fossette est formée d'une invagination du tégument dont les lèvres rapprochées recouvrent une cavité, au fond de laquelle se trouve l'organe sensitif. Celui-ci, légèrement bombé au centre, ne porte de cils que sur le pourtour. Il peut émerger en partie de cette cavité, sous l'action de muscles longitudinaux qui le tirent vers l'arrière et font affleurer les cils, au niveau du tégument.

On y trouve des cellules ciliées, des éléments de soutien, des cellules nerveuses épidermiques et quelques cellules glandulaires. A proximité de l'organe, du côté du

cerveau, se remarque un gros ganglion nerveux, placé sur le trajet des fibres venant de celui-ci (fig. 13, A).

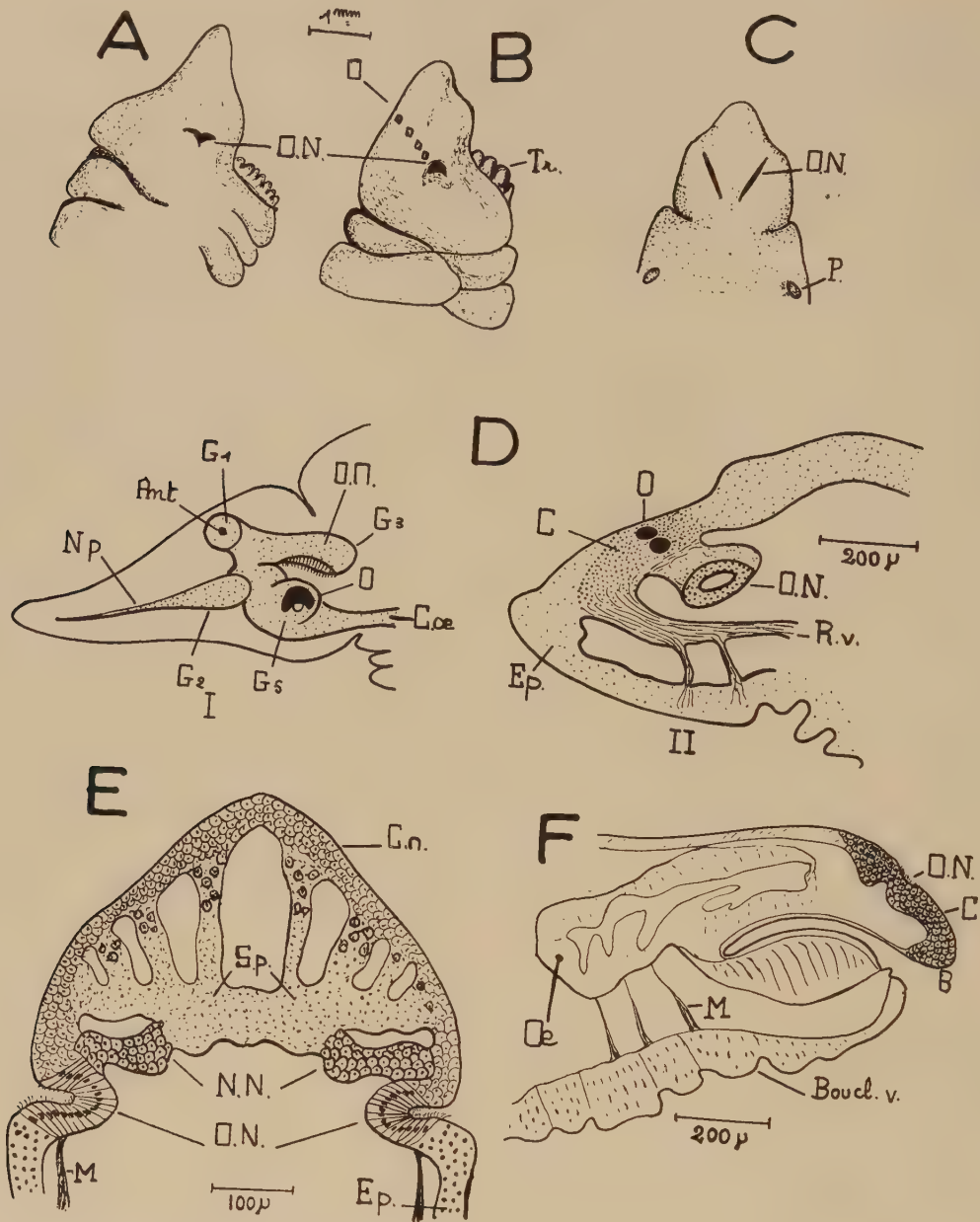
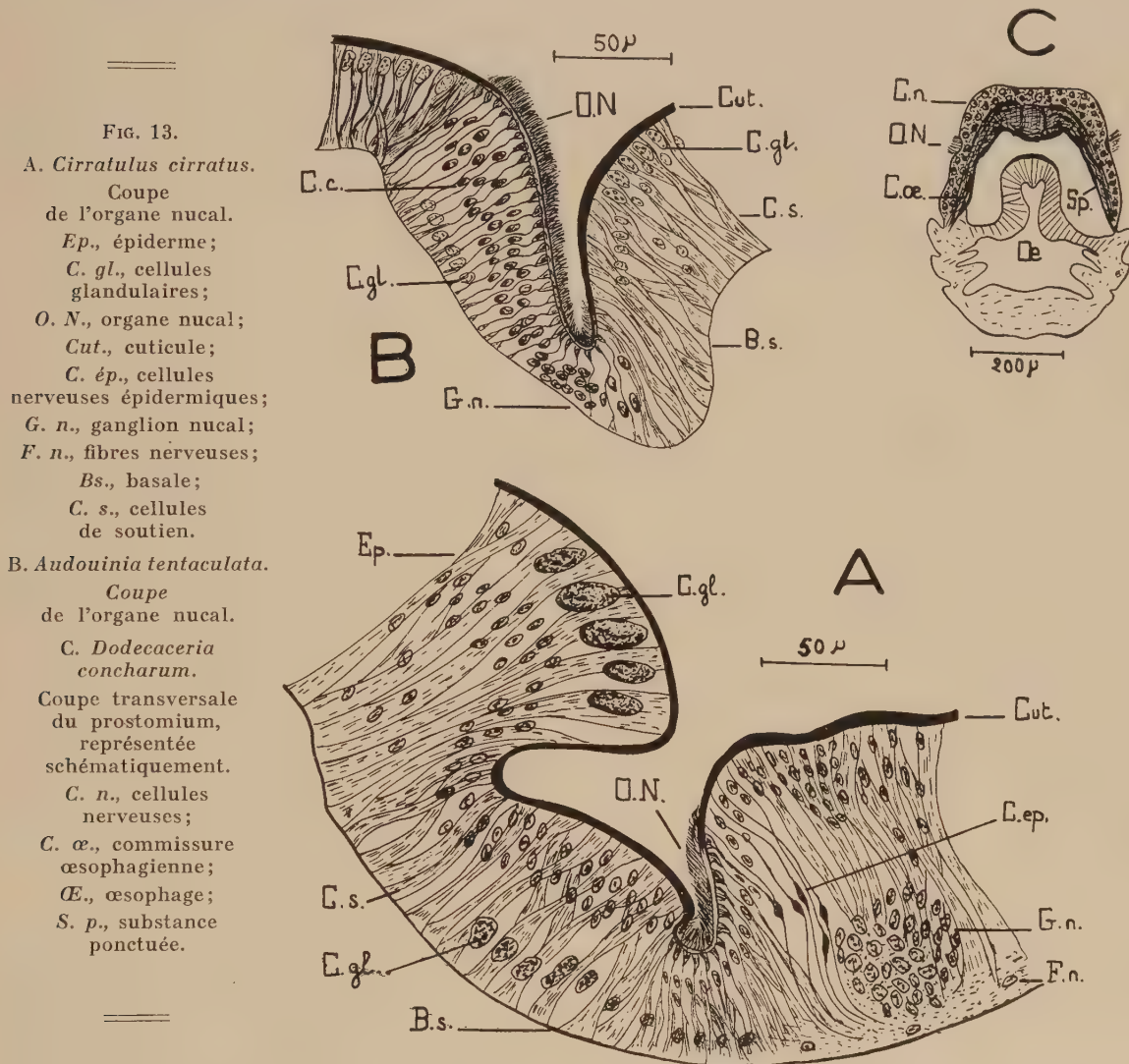


FIG. 12. — A, B, C (de gauche à droite). Prostomium de *Audouinia tentaculata*, de *Cirratulus cirratus* et de *Dodecaceria concharum* (forme atoque). O. N., organe nuchal; Tr., trompe; O., œil; P., insertion du palpe. — D. *Chaetozone setosa* (à gauche). Figure schématique, empruntée à MEYER. N. P., nerf palpaire; Ant., antenne; G (1, 2, 3, 5); ganglions (1, 2, 3, 5); C. œ., commissure œsophagienne. *Cirratulus cirratus*. Coupe sagittale du prostomium représentée schématiquement. C., cerveau; R. v., racine ventrale. — E. *Audouinia tentaculata*. Coupe frontale du prostomium représentée schématiquement. C. n., cellules nerveuses; S. p., substance ponctuée; N. N., nerf nuchal; Ep., épiderme; M., muscles. — F. *Dodecaceria concharum*. Coupe sagittale du prostomium, représentée schématiquement. B., bouche; Boucl. v., bouclier ventral; M., muscles; Œ., œsophage.

Cellules ciliées. — Limitées à une bande circulaire qui fait le tour de l'organe, les cellules ciliées sont entassées les unes à côté des autres dans un faible espace. Elles constituent, de ce fait, l'alignement régulier que nous avons déjà décrit chez les familles précédentes et se trouvent toutes étirées en longueur. Leurs noyaux sont groupés à mi-hauteur entre la basale et la cuticule, sur deux à trois rangs. Ils sont relativement



peu riches en chromatine. Le corps cellulaire qui s'étend sur une cinquantaine de microns est extrêmement réduit en largeur, on ne le discerne vraiment bien qu'aux approches de la cuticule où s'amorce le faisceau des racines ciliaires, supportant les cils vibratiles. Ceux-ci, grêles et courts, ne dépassent pas 10 microns de hauteur. Ils traversent la cuticule et présentent un corpuscule basal comme d'habitude (fig. 13, B).

Cellules de soutien. — Elles n'ont rien de remarquable. On ne les trouve guère mélangées aux précédentes; elles les limitent plutôt, d'abord vers l'extérieur où elles

se raccordent avec l'épiderme et ensuite vers l'intérieur où elles constituent toute la partie centrale du bouton se trouvant au fond de la fossette nucale. Leurs éléments sont plus ou moins enchevêtrés, et leurs noyaux, plus pauvres en chromatine que ceux des cellules ciliées, se trouvent très rapprochés de la cuticule.

Cellules nerveuses épidermiques. — Au contact du ganglion nual, se trouve, chez *Cirratulus cirratus*, un groupe de cellules nerveuses épidermiques, nous n'en avons pas vu chez *Audouinia tentaculata*.

Cellules glandulaires. — Vers la basale, et aussi sous l'épiderme bordant l'organe nual, se trouvent des groupes de cellules glandulaires, peut-être mêlées de quelques cellules migratrices. Elles affectent, comme toujours, des formes assez différentes selon que la sécrétion est plus ou moins avancée pour chacune d'elles.

En somme, cet organe nual se rapproche beaucoup, tant par son innervation que par son histologie, de ceux que nous avons déjà décrits.

Dodecaceria concharum.

Notre étude ne portera que sur la forme atoque (forme A; FAUVEL, 1927, p. 103).

Grâce à ses palpes, *Dodecaceria concharum* se rapproche davantage des *Spionidæ* que les deux espèces précédentes. Son cerveau a été étudié sommairement par CAULLERY et MESNIL (1898, p. 12; pl. II, fig. 10, et pl. IV, fig. 21) qui en donnent une coupe montrant la rangée de cils vibratiles émergeant de la substance cérébrale. BINARD et JEENER (1928, pp. 193-195) se sont attachés uniquement aux connexions nerveuses partant du cerveau. Ils n'ont pas décrit celui-ci et n'ont même pas parlé des organes nucaux (fig. 12, C).

Le cerveau est peu différent de celui de *Cirratulus cirratus*. Comme celui-ci, il est étalé en une bande plate revêtant la partie postérieure du prostomium, bande dans laquelle il est impossible de distinguer les différents ganglions qui la composent. Une coupe transversale faite à la hauteur des organes nucaux (fig. 13, C) montre un arc nerveux formant un demi-cercle au-dessus de l'œsophage. Ce demi-cercle comprend deux épaisseurs, la couche externe est constituée de cellules nerveuses qui vont s'intriquer dans l'épiderme; la couche interne est faite de fibres et de substance ponctuée. Le sommet de l'arc représente le cerveau proprement dit; les deux pointes latérales sont les racines dorsales qui vont former le collier œsophagien. BINARD et JEENER (fig. 32) ont noté que trois paires de nerfs s'échappent de la masse cérébrale: deux paires forment le collier œsophagien, une se rend aux palpes. Les organes nucaux forment deux rainures se rapprochant légèrement l'une de l'autre vers l'arrière. Ils sont enchâssés en pleine masse cervicale, à l'endroit où celle-ci donne naissance à la racine dorsale. De ce fait, il y a là une épaisseur plus grande de tissu nerveux. Dans cet organe, il n'y a ni cellules nerveuses épidermiques, ni cellules glandulaires et la zone ciliée est très peu large, c'est un organe sensitif rudimentaire (fig. 12, F).

Il serait intéressant de rechercher si la forme épitoque nageuse (forme B) de *Dodecaceria concharum* possède un organe nual plus développé; on pourrait y trouver des renseignements précieux sur le rôle de cet organe. Malheureusement, nous n'avons pas pu nous procurer de spécimen de cette nature.

CONCLUSION. — Malgré la description du cerveau de *Chætozone setosa* donnée par MEYER, et l'utilisation qu'en a faite RACOVITZA, il nous semble difficile de distinguer trois zones sensibles dans le cerveau des *Cirratulidæ*. La portion médiane, celle qui porte des yeux chez *Cirratulus cirratus*, est seule bien marquée. En avant et en arrière, il n'y a pas de masse ganglionnaire nette chez *Dodecaceria concharum*; chez les deux autres espèces, on en décèle une, plus ou moins autonome, qui forme les organes nucaux. En admettant que la division du cerveau ait été autrefois telle que la décrit MEYER, il n'en paraît plus guère maintenant sur les *Cirratulidæ* que la vie sédentaire a simplifiés et dégradés. Notons que cette régression de la spécialisation sensitive se trouve jalonnée, dans cette famille, par les espèces que nous avons citées. *Chætozone setosa*, relativement voyageur dans la vase qu'il habite, aurait gardé l'individualisation de ses ganglions cérébraux; *Audouinia tentaculata* et *Cirratulus cirratus*, pratiquement immobiles et laissant à leurs branchies et à leurs filaments tentaculaires le soin d'explorer le voisinage, ont perdu la spécialisation de toute la partie antérieure du prostomium, gardant encore à la région nucal une certaine autonomie; enfin, *Dodecaceria concharum*, confiné dans ses coquilles et n'en bougeant pas, a même perdu cela. La fusion est totale dans toute la masse nerveuse, les organes nucaux se trouvant seulement insérés à la partie postérieure de celle-ci, sans qu'on puisse voir d'autre séparation entre l'avant et l'arrière, ou entre la partie supérieure et inférieure, que celle que nous avons signalée, distinguant la couche externe formée de cellules nerveuses et la masse interne faite de substance ponctuée.

Dans les organes nucaux de ces trois dernières espèces, se retrouve également la simplification observée dans le cerveau. *Audouinia tentaculata* et *Cirratulus cirratus* possèdent des organes sensitifs bien développés et partiellement dévaginables, répondant aux besoins de leur vie peu active sans doute, mais tout de même moins strictement sédentaire que celle de *Dodecaceria concharum*, qui, ne quittant jamais le logis qu'il s'est creusé, ne présente qu'un organe nucal rudimentaire absolument fixe installé sur une région non spécialisée du cerveau.

La dégradation consécutive à l'adoption de la vie sédentaire se confirme donc ici, d'abord pour l'ensemble du cerveau et ensuite pour l'organe nucal.

CHLORÆMIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — Les *Chloræmidæ*, très étudiés au point de vue systématique, l'ont été moins en anatomie. DE QUATREFAGES (1865, tome I, pp. 479 et ss.) et DE SAINT-JOSEPH (1894, p. 101) donnent quelques détails de leur structure, mais ne signalent pas les organes nucaux. CLAPARÈDE (1868, pp. 360 et ss.) note seulement que « Les limites entre le lobe céphalique et le segment buccal ne sont pas tranchées ». P. FAUVEL (1927, p. 116), dans sa Faune de France, ne les indique pas non plus; car ils n'apportent aucun secours pour la détermination. JOHANSSON (1927, p. 74 et pl. V, fig. 4-5) décrit le cerveau de *Stylarioides plumosa* et donne une figure schématique des organes nucaux. Enfin BINARD et JEENER (1928, pp. 184-192) s'attachent à *Flabelligera affinis*, déjà étudiée par JOURDAN (1887) et GÜNTHER (1912), et décrivent avec soin la morphologie du cerveau, sans s'attacher aux organes nucaux, dont ils ne signalent que l'innervation.

GÉNÉRALITÉS. — La famille des *Chloræmidæ* est voisine de celle des *Cirratulidæ*, si bien que MESNIL (1899) a pu grouper, sous le nom de Cirratulimorphes, les *Chloræmidæ*,

Cirratulidæ, *Terebellidæ*, *Ampharetidæ* et *Amphictenidæ* (fide JOHANSSON, 1927, p. 75). Nous étudierons *Stylarioides monilifer* (DELLE CHIAJE) et *Stylarioides plumosa* (O. F. MULLER).

CERVEAU. — Nous avons étudié, dans le détail, le cerveau de *Stylarioides plumosa* et quelque peu celui de *S. monilifer*, sur des coupes moins favorables. Nous n'avons ainsi vérifié que certains points de l'architecture cervicale de *Stylarioides monilifer*, mais tous ces points correspondent avec ce que nous avons vu chez *S. plumosa*; nous nous contenterons de décrire ce dernier.

Les nombreuses figures données par BINARD et JEENER sur le cerveau de *Flabelligera affinis* permettent de comprendre aisément celui de *Stylarioides plumosa*. L'allure générale est celle que nous avons déjà rencontrée chez les *Cirratulidæ*. Il existe deux masses nerveuses superposées, reliées par des commissures, l'une donne naissance à deux racines dorsales, l'autre à deux racines ventrales dont la jonction, sous la bouche, forme le collier œsophagien. Ces masses compactes portent, à la face dorsale, les deux paires d'yeux. Vers l'avant, il est difficile de les suivre, en raison de la rétraction plus ou moins prononcée de la portion antérieure du lobe céphalique à l'intérieur de l'œsophage; vers l'arrière, elles fournissent les nerfs nucaux qui se dégagent du cerveau au niveau de la seconde paire d'yeux. Nous ne pouvons mieux faire que de reproduire (fig. 14, A) l'excellent schéma donné par JOHANSSON (1927, p. 74, fig. 13). Nous constatons une grande concentration de la matière cervicale et là non plus nous ne retrouvons pas les ganglions bien séparés auxquels RACOVITZA affectait des zones d'influence nettement délimitées. Toute l'écorce du cerveau est constituée par de petites cellules nerveuses à noyaux arrondis, chargés de chromatine, accompagnés d'un nombre particulièrement élevé de grosses cellules ganglionnaires piriformes, à noyaux colorés et à cytoplasme granuleux. Celui-ci s'organise au sortir de la cellule, en une gerbe de fibres qui forment les cordons commissuraux et vont s'émietter au centre de l'organe, dans la substance ponctuée (fig. 14, B). Les cellules ganglionnaires abondantes sur tout le pourtour, où elles se trouvent mêlées aux petites cellules nerveuses, forment des amas compacts et homogènes au voisinage des organes nucaux (fig. 14, C). Nous dégagerons plus tard la signification de ce fait qui se révèle intéressant pour l'interprétation du cerveau des Annélides.

ORGANES NUCAUX. — Sur l'animal bien étiré, on peut voir au niveau des yeux postérieurs, une ligne ciliée partir du milieu du prostomium, puis gagner l'arrière, en s'écartant des deux côtés et aboutir à la base des palpes. Ce sont les organes nucaux qui affectent cette allure peu commune et sont ainsi fusionnés sur la ligne médiane, en avant des yeux. Aux deux extrémités latérales, la ligne ciliée se recourbe sur elle-même, formant une cavité profonde, ouverte vers l'avant et appuyée sur les palpes par sa courbure arrière. A cet endroit, les cils semblent être beaucoup plus fournis qu'ailleurs; ceci n'est qu'une simple apparence due à la compression des cellules dans ce cul-de-sac et à l'accumulation des cils dans un espace étroit. JOHANSSON (1927, p. 74, fig. 13) a cru que l'organe nucal se limitait à cette poche ciliée et n'a pas vu la continuation de celui-ci vers l'avant.

Chez *Flabelligera affinis*, espèce très voisine de *Stylarioides*, BINARD et JEENER (p. 187, fig. 28, et p. 188) signalent également cette jonction, mais ils la situent sur un bourrelet

charnu, qu'ils appellent caroncule et qui s'étendrait sur les premiers segments du tronc. De plus, selon ces auteurs : « vers l'avant, les deux bandelettes ciliées se continuent jusqu'au voisinage des palpes où elles se divisent chacune en deux branches qui gagnent l'entrée de la trompe ». Nous n'avons pas observé de *Flabelligera*, mais nous basant sur l'étude de multiples espèces et particulièrement sur ce que nous révèle *Stylarioides*

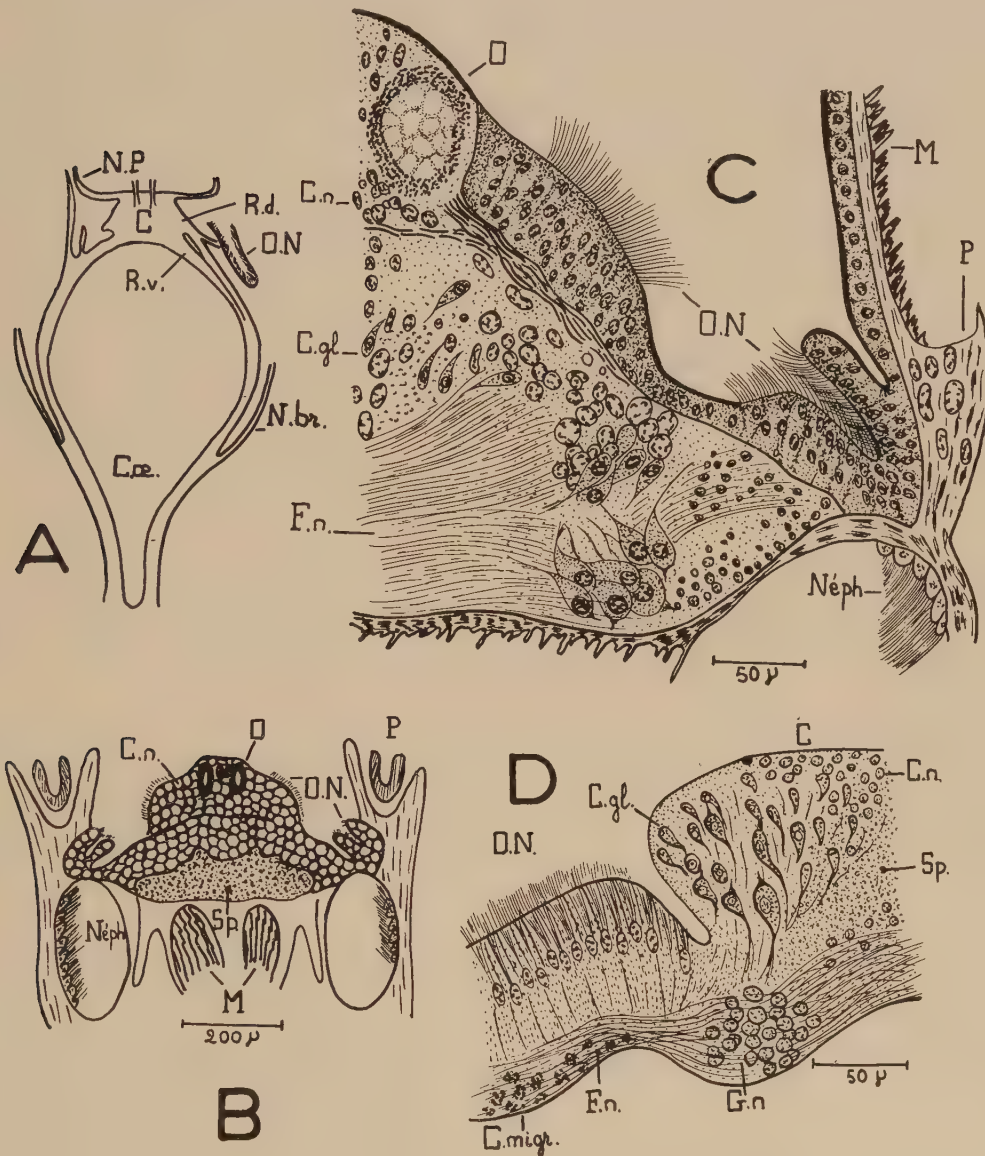


FIG. 14. — A. *Stylarioides plumosa*. Figure schématique du cerveau, d'après JOHANSSON. N. P., nerf palpaire; R. d., racine dorsale de la commissure œsophagienne; R. v., racine ventrale; N. br., nerf branchial; C. α., commissure œsophagienne; C., cerveau. — B. *Stylarioides plumosa*. Coupe frontale, figure schématique du lobe céphalique; C. N., cellule nerveuse; O., œil; O. N., organe nuchal; P., palpe; Néph., néphridie; S. p., substance ponctuée; M., muscles. — C. *Stylarioides plumosa*. Coupe frontale, moitié droite du lobe céphalique. F. n., Fibre nerveuse; C. gl., cellule ganglionnaire. — D. *Stylarioides monilifer*. Coupe sagittale de l'organe nuchal. C., cerveau; G. n., ganglion nuchal; C. migr., cellule migratrice.

plumosa, il nous paraît peu probable que les cils arrivant à la bouche de *Flabelligera* appartiennent au système nuchal, ils constituent très probablement une zone vibratile indépendante. Pour en être certain, il faudrait toutefois en faire l'histologie et vérifier l'innervation. Chez *Sclerocheilus minutus*, étudié par DEHORNE (1913, pl. IV, fig. 1), il existe également une zone ciliée située très en avant et dépassant les yeux; mais là non plus, il n'y a pas à chercher une extension de l'organe nuchal vers la bouche : il s'agit d'une plage ciliée banale, vestige des couronnes larvaires.

Chez *Stylarioides plumosa*, la partie postérieure du cerveau constitue la zone nuchale et envoie à l'organe sensitif situé de chaque côté un double nerf; l'un d'eux part tout près de la ligne médiane et distribue ses fibres à la partie supérieure de l'organe, l'autre s'échappe latéralement de la racine dorsale de la commissure péri-œsophagienne et innerve tout le reste. JOHANSSON (1927, p. 74, et pl. V, fig. 5) n'a signalé que ce dernier, qui est d'ailleurs le plus développé. Les fibres qui constituent l'un et l'autre de ces nerfs partent des grosses cellules ganglionnaires de l'écorce cérébrale, qui sont des éléments bipolaires (fig. 14, C). C'est ce qu'avait déjà remarqué RETZIUS (1895, p. 9; *fide* SÖDERSTRÖM, 1920, p. 118), étudiant *Nereis* et faisant observer l'importance de cette constatation pour l'interprétation du cerveau. En effet, que l'organe sensitif soit logé dans le cerveau lui-même ou qu'il en soit éloigné, il est toujours en connexion avec les cellules ganglionnaires, qui doivent donc être considérées comme sensibles et rapportées primitivement à la zone qu'elles innervent. Cela permet de suivre de plus près la phylogénie de certaines espèces. Après SÖDERSTRÖM (1920, p. 118), nous userons de cette constatation pour comprendre les organes ciliés dorsaux des *Spionidæ* et des *Ariciidæ*. Sur le trajet des fibres se rendant à l'organe nuchal, se trouve un ganglion constitué d'un grand nombre de petites cellules nerveuses massées le long de la basale, à l'entrée de l'organe sensitif. C'est le ganglion nuchal, dont les fibres serpentent sous les cellules ciliées à toucher la membrane basale.

HISTOLOGIE. — Tout le long de l'organe nuchal, on trouve exactement la même structure histologique, constituée uniquement de cellules ciliées et de quelques éléments de soutien, compris entre la basale et la cuticule habituelles. Les deux poches situées à la base des palpes présentent les mêmes caractéristiques, mais subissent un entassement plus grand des cellules, par suite de la courbure très accentuée de cette partie de l'organe.

Les cellules ciliées sont assez différentes de taille selon les endroits, passant de 20 à 100 microns de longueur. Elles sont alignées les unes à côté des autres, très régulièrement. Le noyau situé au milieu du corps cellulaire est ovale, il est assez pauvre en chromatine et ne possède pas de nucléole. Le cytoplasme, légèrement granuleux, se colore faiblement sous l'action de la fuchsine acide. Les racines ciliaires et les cils prennent davantage cette coloration; ces derniers présentent des corpuscules basaux très fins et, traversant la cuticule, s'étalent au dehors sur une longueur d'une dizaine de microns. La cuticule subit, à ce niveau, la transformation que nous avons signalée chez les espèces étudiées précédemment.

Les cellules de soutien apparaissent de-ci de-là dans l'alignement des éléments sensitifs et ne deviennent nombreuses qu'à la limite de la zone ciliée. Elles ont la même forme que leurs voisines, mais possèdent un cytoplasme plus épais et surtout plus chro-

mophile : leurs noyaux sont aussi ovales, un peu plus petits que ceux des cellules ciliées et présentent un gros nucléole prenant énergiquement l'hématoxyline ferrique. Ces noyaux sont situés à peu de distance de la cuticule. Ils sont entassés comme les cellules elles-mêmes qui ne suivent pas l'alignement régulier des cellules sensibles.

Chez *Stylarioides plumosa*, il n'y a pas d'autres éléments dans l'organe nual. *Stylarioides monilifer* possède, en plus, de très nombreuses cellules migratrices étalées en couche presque continue contre la basale (fig. 14, D). Ni l'un ni l'autre n'ont de cellule nerveuse épidermique.

La structure histologique de l'organe nual des *Chloræmidæ* n'a donc aucune originalité; aussi l'avons-nous traitée brièvement. La seule particularité intéressante de cette famille est l'extension très grande vers l'avant et la fusion médiane de l'organe nual qui s'y opère. Nous retrouverons cela chez certains *Terebellidæ*.

OPHELIIDÆ

Nous étudierons : *Travisia Forbesii*, JOHNSTON; *Ophelia bicornis*, SAVIGNY; *Ophelia neglecta* SCHNEIDER et *Polyopthalmus pictus* (DUJARDIN).

Travisia Forbesii.

BIBLIOGRAPHIE. — RATHKE (1843, p. 197) et DE QUATREFAGES (1865, t. II, 1^{re} part., p. 269) n'ont pas vu l'organe nual. PRUVOT (1885, p. 100 et pl. XV, fig. 6-7) le décrit et le figure. KÜKENTHAL (1887, p. 516), DE SAINT-JOSEPH (1895, p. 381), RACOVITZA (1896, pp. 165-166), FAUVEL (1927, p. 138), en donnent de nouveaux détails.

DESCRIPTION. — *Travisia Forbesii* a le corps court et fusiforme, avec un renflement médian (fig. 15, A). La partie antérieure est cylindrique, et la partie postérieure quadrangulaire. Le prostomium pointu ne porte aucun appendice, mais présente à sa base deux organes nucaux qui peuvent se rétracter sous le tégument dans deux petites fossettes situées des deux côtés du prostomium ou se dévagner largement à l'extérieur.

CERVEAU. — PRUVOT (1885, pp. 99-100 et pl. XI, fig. 8) a donné une bonne étude du cerveau de *Travisia Forbesii* (*Ammotrypane Cestroides*. RATH.).

Celui-ci est formé de deux ganglions médians accolés et de deux petits lobes postérieurs, sur lesquels reposent les deux poches ciliées. La partie centrale formée de deux ganglions médians est réduite; selon la terminologie de RACOVITZA, elle représente le cerveau moyen. De chaque côté, et particulièrement vers l'arrière, le cerveau moyen est continué par un ganglion latéro-postérieur volumineux (cerveau postérieur) se creusant en cupule pour loger l'organe nual. Cette masse nerveuse s'incurve vers la face ventrale et donne naissance, de chaque côté, à la commissure œsophagienne. Vers l'avant, conjointement avec les ganglions médians, elle envoie un réseau de fibres nerveuses qui tapissent toute la face interne du prostomium, jusqu'à son extrémité antérieure, pénétrant complètement l'épiderme. Cette extension de la substance cervicale ne constitue pas un nerf proprement dit, tant elle est diffuse; cependant, elle couvre une aire beaucoup plus consi-

dérable que le cerveau lui-même, et on ne peut pas la passer sous silence comme l'a fait PRUVOT. Elle tient la place du cerveau antérieur dont il n'y a pas d'autre trace, ce qui s'explique aisément puisque le prostomium ne porte aucun des appendices qui habituellement sont innervés par les ganglions qui manquent ici (fig. 15, B).

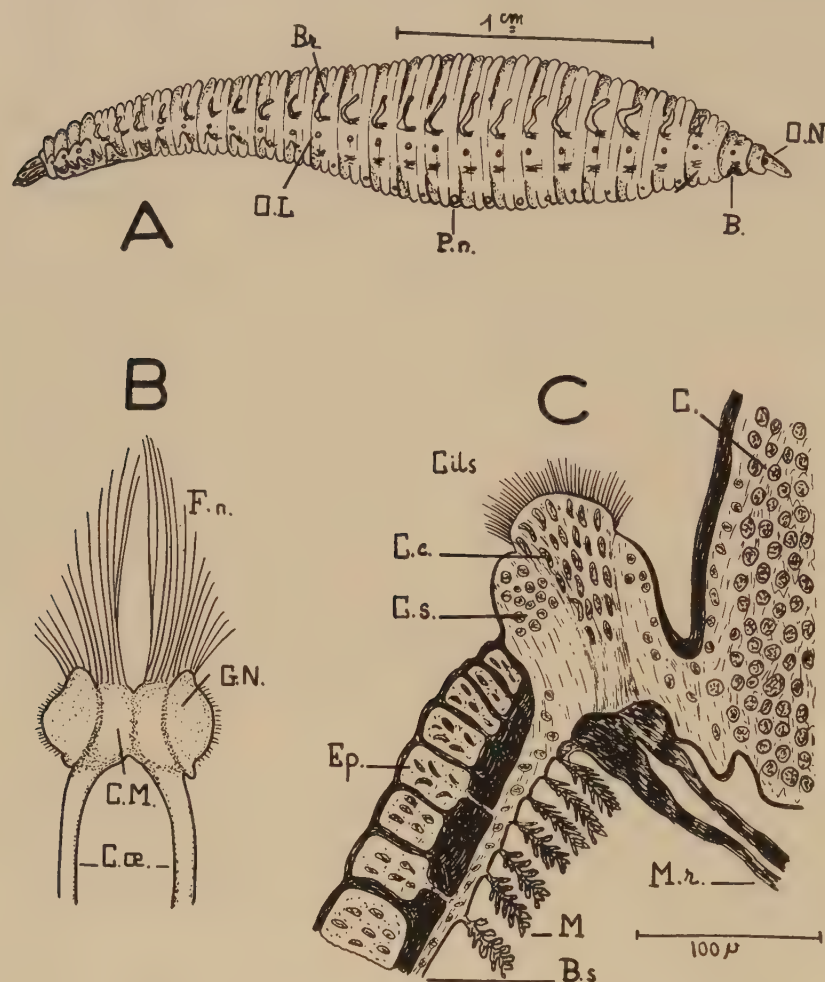


FIG. 15.

A. *Travisia Forbesii*.
Animal entier,
de profil.

Br., branchie;

O. N., organe nual;

B., bouche;

P. n., pore néphridien;

O. L., organe latéral.

B. *Travisia Forbesii*.

Figure schématique
du cerveau.

F. n., fibres nerveuses;

G. n., ganglion nual;

C. m., cerveau moyen;

C. æ., commissure
œsophagienne.

C. *Travisia Forbesii*,
Organe nual,
coupe frontale.

Ep., épiderme;

C. s., cellule de soutien;

C. c., cellule ciliée;

C., cerveau;

M. r., muscle rétracteur;

M., muscle penné;

Bs., basale;

Organe nual.

Situés à la base du prostomium, dans le repli qui sépare celui-ci du segment préoral, les organes nucaux sont plutôt « latéraux » que « dorsaux ». Sur l'animal au repos, ils apparaissent sous la forme de deux vésicules brillantes dont les cils battent rapidement; par contre, une fois invaginés, il est difficile de repérer leur situation par suite de la fermeture complète de la fossette et de l'aspect grumeleux du tégument.

L'organe nual constituant toute la partie postérieure et latérale du cerveau, il ne saurait être question de chercher ici un nerf nual : c'est la substance cervicale elle-même qui s'épanouit en terminaisons sensibles. Il n'y a pas non plus de ganglion nual parti-

culier. Les cellules nerveuses, mêlées de fibres, passent du cerveau proprement dit à l'organe nucal, sans aucune transition. Au niveau de la zone ciliée, s'opère seulement un remaniement de la structure qui indique la spécialisation sensorielle. Sous la cuticule mince, à côté des éléments de soutien, prennent place quelques cellules nerveuses épidermiques et de nombreuses cellules ciliées (fig. 15, C).

La cuticule. — Elle prend ici l'allure que nous lui connaissons dans tous les organes semblables. Trois couches la constituent, qui réagissent différemment aux colorants : une pellicule externe sensible au bleu d'aniline, une zone moyenne réfractaire à toutes les colorations et une couche profonde que la fuchsine acide teinte légèrement. Ces trois couches sont exceptionnellement minces. Structure d'autant plus remarquable que la cuticule se continue du côté du cerveau par une bande relativement épaisse et, vers l'arrière, par le tégument matelassé qui est celui de tout le corps de *Travisia Forbesii*. L'épiderme s'y compose en effet d'un épithélium renforcé (DU RÉAU, 1908). On passe ainsi brusquement d'une zone fortement protégée à un organe d'une grande délicatesse.

Les éléments de soutien. — On les trouve dans tout l'organe où ils font suite à ceux de l'épiderme que nous venons de signaler. Mais alors que dans celui-ci les cellules sont sensiblement cubiques par suite du rapprochement de la basale et de la cuticule, elles deviennent, dans l'organe nucal, de véritables lanières qui s'étirent entre les mêmes membranes dont la distance est passée d'une dizaine de microns à 100 ou 150.

Les cellules ciliées. — Elles sont groupées en un faisceau très dense qui, partant de la basale, s'écarte en éventail jusqu'à la cuticule. Leurs corps cellulaires, fortement étirés, sont accolés parallèlement les uns aux autres, laissant peu de place aux cellules nerveuses épidermiques et aux cellules de soutien. Les cils vibratiles qui les couronnent sont nombreux et fins : sur le vivant, nous avons vu qu'ils étaient extrêmement actifs.

Les cellules nerveuses épidermiques. — On ne les voit qu'au pourtour de l'organe et en assez petit nombre. Peut-être en existe-t-il aussi dans le massif central de cellules ciliées, mais la densité y est telle qu'on ne réussit pas à les y découvrir. Leur long corps cellulaire, étiré en fuseau, est suspendu entre les deux filaments protoplasmiques qui vont respectivement atteindre la cuticule et se perdre dans les fibres nerveuses bordant la basale. Nulle part, on ne trouve de cellules glandulaires dans l'organe nucal. Il est vrai que le tégument voisin en est suffisamment riche, puisque les papilles, qui en constituent la plus grande épaisseur, sont occupées en majeure partie par des cellules sécrétrices. Il n'est que de manipuler une *Travisia* vivante pour se rendre compte de la quantité de mucus qu'elle peut fournir en quelques secondes : en quelque point du corps qu'on applique une aiguille montée, l'adhérence se produit instantanément.

La membrane basale et les muscles rétracteurs. — La membrane basale passe sous l'organe nucal et se continue sans aucun changement en bordant l'épiderme voisin. De gros muscles rétracteurs y sont attachés dont la contraction attire à l'intérieur tout l'organe sensitif et, rapprochant le tégument du corps de celui du cerveau, ferme complètement la fossette par laquelle s'épanouissait l'organe dévaginé. Sous leur action, l'organe se retourne complètement sur lui-même (fig. 35, A, B).

L'organe nucal de *Travisia Forbesii* présente ainsi de multiples points de ressemblance avec ceux des familles que nous avons déjà étudiées, très spécialement avec les *Ariciidae* qui possèdent également des organes érectiles.

Organe latéral.

DESCRIPTION. — Sur tous ses segments sétigères, *Travisia Forbesii* présente de chaque côté, à égale distance des deux rames dorsale et ventrale, un organe latéral (fig. 15, A). Celui-ci a la forme d'un bouton allongé en amande; il peut s'enfoncer sous le tégument

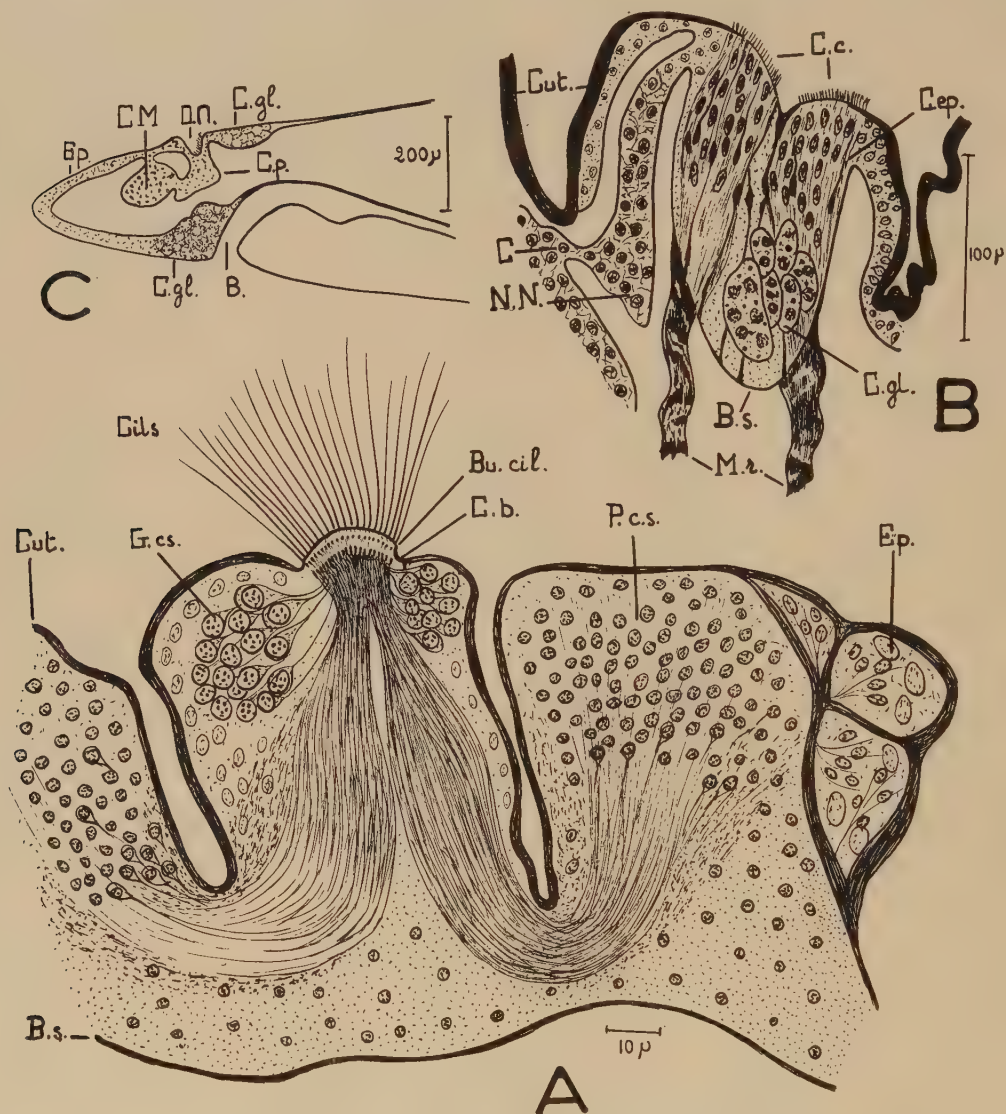


FIG. 16. — A. *Travisia Forbesii*. Organe latéral. Cut., cuticule; G. cs., grande cellule sensitive; Bu. cil., bulbe ciliaire; C. b., corpuscule basal; P. cs., petite cellule sensitive; Ep., épiderme; Bs., basale. — B. *Ophelia bicornis*. Organe nuchal partiellement dévaginé. C. c., cellule ciliée; C. ép., cellule nerveuse épidermique; C. gl., cellule glandulaire; M. r., muscle rétracteur; N. N., nerf nuchal; C., cerveau. — C. *Polyophthalmus pictus*. Coupe sagittale de la partie antérieure. Figure schématique. C. m., cerveau moyen; O. N., organe nuchal; C. p., cerveau postérieur; B., bouche.

ou en émerger légèrement entre deux lèvres resserrées. Un pinceau plat de cils raides et immobiles le couronne en son sommet. Les mouvements d'invagination et de dévagina-

tion qu'il subit sont de peu d'ampleur : ils se trouvent être commandés par des muscles rétracteurs qui le relient, à travers la basale, aux deux bulbes sétigères voisins et par des muscles extenseurs circulaires. Ainsi, l'organe latéral est pratiquement solidaire, pour ses mouvements, des deux bulbes sétigères entre lesquels il se trouve. Il est innervé par le nerf pédieux qui, venant de la chaîne ventrale, se renfle en un ganglion servant à la fois au parapode et à l'organe latéral.

HISTOLOGIE. — JEENER, qui le premier a étudié l'organe latéral de *Travisia Forbesii* (1927, p. 108), le reconnaît constitué uniquement de cellules sensorielles envoyant chacune un prolongement protoplasmique à travers la cuticule. Comme cet auteur, nous trouvons, chez *Travisia Forbesii*, deux sortes de cellules sensibles bipolaires et aucun élément de soutien. Les grandes cellules sensibles (fig. 16, A) sont situées immédiatement sous la cuticule, en un amas très dense formant une couronne autour de l'étroite bande ciliée de l'organe. Elles envoient directement vers celle-ci leurs prolongements protoplasmiques, dont chacun constitue un cil. Les petites cellules sensibles, rejetées en dehors de l'organe lui-même, sont accumulées dans la masse charnue qui constitue les deux lèvres limitant l'organe. Chaque cellule envoie un long prolongement qui se dirige vers la basale, puis se recourbe en épingle à cheveux, pour remonter vers la cuticule qu'il traverse. Nous avons vérifié tout ce que dit JEENER de la constitution du corps cellulaire et de son noyau; et de plus, nous pouvons étendre à *Travisia Forbesii* ce que nous avons dit plus haut de la constitution du cil, à propos des *Ariciidæ*.

PHYSIOLOGIE. — Les cils raides de l'organe latéral sont éminemment bien adaptés à recevoir les ondes de mouvement du milieu environnant. Aussitôt un choc ressenti, la connexion directe de l'organe latéral, avec les deux bulbes sétigères du même pied, permet à l'animal d'opérer le mouvement de recul nécessaire. Il semble donc qu'on puisse, sans crainte d'erreur, prêter un rôle tactile d'avertissement à l'organe latéral.

Ophelia bicornis et *Ophelia neglecta* présentent de semblables organes; nous n'en ferons pas l'étude : celle que nous venons de donner nous suffira pour réfuter, en son temps, l'erreur de NILSSON qui croyait à l'homologie des organes nucaux et latéraux.

Ophelia bicornis et *Ophelia neglecta*.

BIBLIOGRAPHIE. — SAVIGNY (1820, p. 38), AUDOUIN et MILNE-EDWARDS (1834, t. 2, p. 267), ayant pris le pygidium pour la tête, n'ont pas vu les organes nucaux. DELLE CHIAJE (1825, II, p. 414, *vide* CLAPARÈDE) et SARS (1837, p. 247) restituent l'orientation véritable, mais ne voient pas non plus les organes nucaux. CLAPARÈDE (1868, p. 285) est le premier à noter « le bouton cilié exsertile ». CLAUS (1878, p. 376), KÜKENTHAL (1887, p. 527), DE SAINT-JOSEPH (1898, fig. 185-186), FAUVEL (1927, p. 129), ajoutent divers détails, mais n'en font pas l'étude histologique, parce qu'ils ne s'intéressent respectivement qu'au système nerveux central, à la description externe et à la systématique de ces Annélides. PRUVOT (1885, p. 100 et pl. XV, fig. 6), seul, en donne une coupe sur laquelle on ne voit que quelques cellules ciliées, sans autre détail.

A la base du prostomium, se trouvent deux organes nucaux érectiles, comme ceux des *Travisia* (fig. 17, A).

Les grandes ressemblances que présentent ces deux espèces nous permettront de les étudier en même temps.

CERVEAU. — PRUVOT (1885, pp. 104 et ss., et pl. XV, fig. 2) écrit à ce sujet : « La masse cérébroïde, très petite, forme, à la base de la tête, un ganglion ovalaire, non bilobé. » Nos coupes nous révèlent, au contraire, deux ganglions médians, séparés par une légère échancrure. Sur le bord latéral de chacun d'eux, se trouve une tache oculaire et, vers l'arrière, se détache un nerf qui se renfle en un gros ganglion avant d'arriver à l'organe nucal (fig. 17, B). Deux prolongements partent de la région antérieure et vont s'appuyer sur le tégument dorsal de l'extrémité du prostomium. Enfin, deux nerfs s'échappent de la face inférieure de la masse centrale et constituent un très long collier œsophagien.

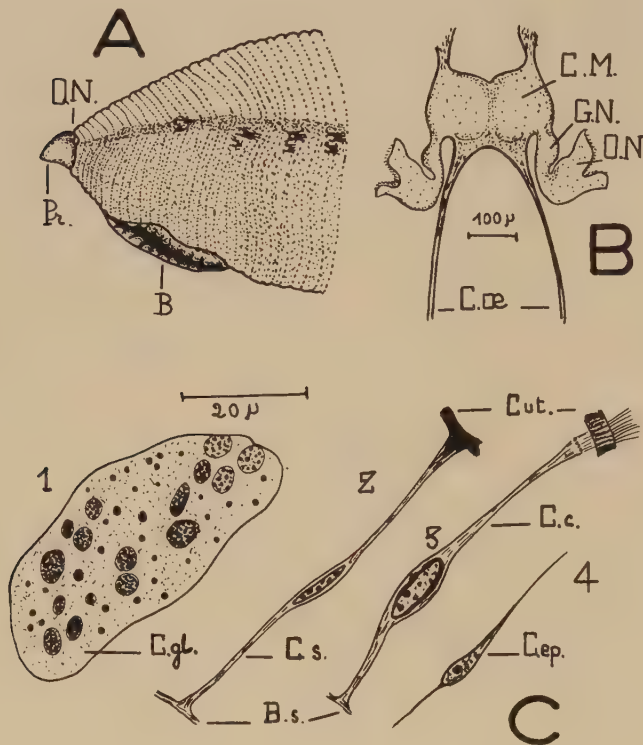


FIG. 17.

A. *Ophelia bicornis*.
Partie antérieure,
de profil.

O. N., organe nuchal;
Pr., prostomium;
B., bouche.

B. *Ophelia bicornis*.
Cerveau reconstitué
d'après des coupes.

C. m., cerveau moyen;
G. n., ganglion nuchal;
C. œ., commissure
œsophagienne.

C. *Ophelia bicornis*.
Cellules
de l'organe nuchal.

1, cellule glandulaire;
2, cellule de soutien;
3, cellule ciliée;
4, cellule
nerveuse épidermique.

L'ensemble est donc un peu moins simple que ne le disait PRUVOT. On peut reconnaître ici, comme chez *Travisia Forbesii*, un cerveau moyen et un cerveau postérieur, mais aucun cerveau antérieur. L'organe nuchal, au lieu d'être inséré en pleine masse cervicale, comme dans l'espèce précédente, en est bien séparé, ceci est dû à la distance plus considérable qui sépare ici la région nuchale du cerveau proprement dit. Tandis que, chez *Travisia Forbesii*, la zone ciliée se trouvait à la hauteur du cerveau et y fusionnait son propre ganglion, chez *Ophelia bicornis* et *O. neglecta*, le ganglion nuchal reste nettement distinct. De l'un à l'autre s'établissent les passages habituels de fibres mêlées de quelques cellules. La substance corticale faite de cellules nerveuses et de grosses cellules ganglionnaires devient très riche en ces dernières, dans la région du cerveau qui avoisine le ganglion nuchal, et dans le ganglion lui-même. C'est ce que nous avons déjà signalé souvent en faisant remarquer qu'il s'agissait là d'une caractéristique essentielle de cet organe sensoriel.

ORGANE NUCAL. — Il n'existe pas de différence importante entre la structure de cet organe et de celui que nous avons décrit chez *Travisia Forbesii*. Le passage de l'épiderme banal à l'épithélium cilié y est toutefois moins marqué, en raison de l'épaisseur beaucoup moins grande du tégument des *Ophelia*. Nous y trouvons : des éléments de soutien, des cellules nerveuses épidermiques, des cellules ciliées et des cellules glandulaires (fig. 16, B; 17, C). Des deux premières catégories, nous ne dirons rien : elles sont identiques à celles de *Travisia Forbesii*. Quant aux cellules ciliées, leur structure est aussi la même, mais leur répartition est différente. Au lieu de recouvrir uniformément toute la surface évaginable, elles n'y constituent qu'une couronne, d'ailleurs assez large, laissant au centre un petit cercle légèrement excavé qui reste dépourvu de cils. La densité des cellules est très grande, comme chez *Travisia Forbesii*. Les cellules glandulaires, inexistantes chez cette dernière, se trouvent ici en grand nombre, dans la partie profonde de l'organe nucal. Elles forment, aux environs de la basale, un amas granuleux, à grosses inclusions et sont en continuité avec d'autres cellules de même allure, qui tiennent une bonne place dans le ganglion nucal lui-même. Elles ressemblent beaucoup à celles que RACOVITZA signale chez plusieurs Annélides, spécialement les *Amphinomidæ*.

Nous n'en connaissons pas la fonction. Peut-être, cependant, jouent-elles chez les *Ophelia*, dont le tégument est dépourvu de glandes, le rôle que d'innombrables cellules sécrétrices remplissent dans l'épiderme épais des *Travisia Forbesii*.

Polyophthalmus pictus.

BIBLIOGRAPHIE. — Cette espèce a été très étudiée. DUJARDIN (1839, p. 293) donne une bonne description de l'ensemble de l'animal. DE QUATREFAGES (1850, p. 14, pl. II, fig. 1-2-3, et 1865, t. II, 1^{re} part., p. 200) mentionne les organes nucaux et indique le rôle joué par le liquide coelomique dans la dévagination. CLAPARÈDE (1864, p. 471, pl. I, fig. 1, B, et 1868, p. 285), se limitant également à la morphologie externe, complète ces indications par une excellente figure des organes dévaginés. KÜENTHAL (1887, pp. 547 et ss., et pl. XXXIV, fig. 42), dans sa monographie des *Opheliidæ*, présente une coupe schématique du cerveau avec les organes nucaux : le dessin et le texte ne donnent aucun détail histologique. MEYER (1882, *vide* RACOVITZA, 1896, p. 165) décrit le cerveau du *Polyophthalmus pictus*, y découvrant trois paires de ganglions correspondant aux trois zones cervicales. DE SAINT-JOSEPH (1898, p. 386) répète les descriptions antérieures, avec son souci habituel du détail. MAC INTOSH (1908 et 1915, p. 19) s'intéresse à cette espèce sous le nom de *Armandiella Robertianæ*, sans y ajouter de détails intéressants. MONTICELLI (1896, *vide* FAGE et LEGENDRE, 1927). FAGE et LEGENDRE (1927), GRAVIER et DANTAN (1928) s'en sont occupés au point de vue des périodes d'essaimage : ils ne parlent pas des organes nucaux.

Ainsi, malgré l'abondante littérature, il reste à faire l'étude histologique des organes nucaux.

CERVEAU. — Localisé à la base du prostomium, fort petit, il est cependant plus complexe que ne le décrit DE QUATREFAGES (1850, pl. II, fig. 8), lequel n'y trouve que deux ganglions accolés. Mais nous n'avons pas vu les trois paires de ganglions signalées par MEYER (1882). Le cerveau antérieur n'est pas plus développé chez *Polyophthalmus pictus* qu'il ne l'est chez *Ophelia* et *Travisia*, et cela pour les mêmes raisons, puisqu'aucun d'eux ne possède d'organe des sens à la partie antérieure du prostomium.

Le cerveau moyen, composé de deux ganglions soudés, porte les yeux; le cerveau postérieur, que forment deux gros ganglions s'écartant vers l'arrière, supporte les organes nucaux (fig. 16, C). Ceux-ci sont implantés en pleine masse nerveuse, sans l'intermédiaire d'aucun nerf, tout comme chez *Travisia Forbesii*.

ORGANE NUCAL. — Il couvre une très grande surface, occupée presque uniquement par des cellules ciliées (fig. 18). Elles sont accompagnées d'éléments de soutien, extrêmement nombreux aux plis que fait l'organe dévaginé et surtout invaginé. La plupart s'arc-boutent sur la basale par deux ou trois brides leur permettant une grande latitude de mouvement, nécessaire ici, étant donné le grand étirement que subit l'organe au cours

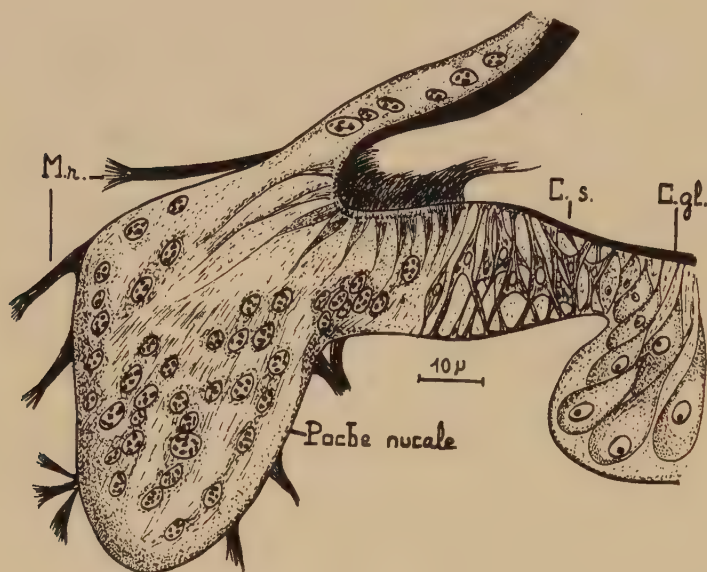


FIG. 18.
Polyophthalmus pictus.
Coupe sagittale
de l'organe nuchal.
C. s., cellule
de soutien;
C. gl., cellule
glandulaire;
M. r., muscle
rétracteur.

de sa dévagination. Le massif de cellules ciliées est à peine pénétré par ces cellules. Il ne contient, non plus, ni cellules nerveuses épidermiques, ni cellules glandulaires. Ces dernières sont localisées à la limite postérieure de l'organe où elles forment une excroissance dans le tégument.

CONCLUSION. — Ainsi, les quatre *Opheliidæ* que nous venons d'étudier, comme d'ailleurs les autres espèces de cette famille, tout spécialement *Ammotrypane*, présentent des organes nucaux érectiles qui peuvent compter parmi ceux dont la dévagination est la plus considérable.

Néanmoins, la structure fondamentale de l'organe reste identique à celle que nous avons signalée dans les familles précédentes. Seul le mécanisme de dévagination est particulier. Nous nous proposons de l'étudier, en un chapitre spécial où nous le comparerons avec les autres moyens utilisés par les Annélides Polychètes pour dévagner leurs organes nucaux.

SCALIBREGMIDÆ

Sclerocheilus minutus (GRUBE)

Sclerocheilus minutus ressemble à une *Opheliidæ* de petite taille (5-20 mm). Son prostomium porte deux cornes frontales, deux groupes d'yeux et deux organes nucaux que DE SAINT-JOSEPH décrit ainsi : « D'une ouverture située de chaque côté, entre la tête et le segment buccal, le *S. minutus*, lorsqu'il n'est pas inquiet, fait sortir deux organes vibratiles rétractiles à mouvement cilié très actif, qui rappellent ceux des Capitelliens et des Ophéliens » (1894, p. 106). ASHWORTH (1915, pl. XXXVII, fig. 3-4-7) et A. et L. DEHORNE (1913, p. 71), FAUVEL (1927, p. 124), confirment cette diagnose que nous avons nous-même vérifiée.

DEHORNE (1913, p. 78), étudiant le cerveau, lui trouve la forme d'un A majuscule, dont la pointe représente le cerveau antérieur, la partie médiane portant les yeux constitue la masse principale, et les deux jambages sont les ganglions nucaux, volumineux. DEHORNE aboutit ainsi à la notion des 3 aires cervicales de RACOVITZA. C'est, à notre avis, pousser trop loin le souci de la généralisation, car la partie antérieure du cerveau de *Sclerocheilus minutus* est si réduite qu'il ne peut être question de la séparer de la région suivante, dite aire moyenne. D'ailleurs, l'auteur reconnaît lui-même, quelques pages plus loin (p. 85), que « le cerveau antérieur est mal ou point représenté ». Nous avons là un exemple de plus de la disparition d'une partie notable du cerveau coïncidant avec l'absence des appareils sensoriels correspondants. Les ganglions innervant habituellement les antennes et les palpes ont ici disparu, et donc aussi le cerveau antérieur.

Les organes nucaux constituent une large zone ciliée, qui apparaît soit à l'extérieur sous forme de vésicule, lorsqu'ils sont dévaginés, soit comme une région fortement plissée, lorsqu'ils sont rétractés. Ils représentent le cerveau postérieur qui est formé à cet endroit d'une masse considérable de cellules ganglionnaires. Celles-ci affleurent le tégument, qui à ce niveau est modifié et transformé en aire sensitive. Des cellules nerveuses plus petites se mélangent à ces éléments typiques des organes nucaux, que nous avons déjà signalés maintes fois et qui caractérisent l'organe nucal. Nos coupes, exécutées sur des spécimens très anciens et fixés seulement à l'alcool, ne nous ont pas permis d'aller plus avant dans l'étude histologique. Nous ne saurions dire s'il existe ou non des cellules nerveuses épidermiques dans l'organe nucal de *Sclerocheilus minutus*.

Scalibregma inflatum (RATHKE)

Scalibregma inflatum a l'allure d'un *Arenicolidæ* qui posséderait deux processus antenniformes à l'extrémité du prostomium (FAUVEL, 1927, p. 123).

ASHWORTH (1901) a étudié son anatomie et a décrit ses organes nucaux, qui sont très semblables à ceux de *Sclerocheilus minutus*. Ils s'invaginent profondément au fond d'un long sillon qui sépare le prostomium du segment buccal, et y forment de multiples plis. La paroi externe de l'organe nucal est très mince et fort souple. Comme chez *Sclerocheilus minutus*, le cerveau postérieur se continue dans les organes nucaux, il est constitué d'un ensemble de cellules ganglionnaires. ASHWORTH a déjà signalé la présence

de cellules ciliées, d'éléments de soutien et de cellules nerveuses du type habituel; nous n'y reviendrons pas. Indiquons seulement la disposition des muscles qui s'appliquent sur l'organe nuchal. Les figures données par ASHWORTH (pl. XIV, fig. 15, et fig. 11, p. 78) montrent les multiples muscles rétracteurs insérés sous la basale, au milieu de l'organe et s'appuyant sur la paroi du 1^{er} sétigère.

ORGANES LATÉRAUX

Sclerocheilus minutus et *Scalibregma inflatum* possèdent, entre les deux rames de chaque parapode, des organes latéraux qui y apparaissent sous la forme d'un petit bouton arrondi hérissé d'une palette de cils raides. ASHWORTH en a donné la morphologie et indiqué la structure fine. Sur ces coupes interprétées à la lumière de nos observations sur d'autres espèces, relevons la musculature de l'ensemble et quelques détails d'histologie. Sa figure 9 de la planche 13 montre que l'organe latéral, tout en ayant un petit muscle rétracteur propre lui permettant de faibles déplacements, reste solidaire, pour les mouvements de plus grande amplitude, du parapode sur lequel il est inséré. Tout le système est commandé par un ensemble de muscles puissants qui font saillir, se rétracter ou s'incliner, d'un côté ou de l'autre, le parapode entier. Nous avons déjà rencontré cette conformation chez les *Opheliidæ*. Il en résulte que l'organe latéral est remarquablement bien adapté à son rôle tactile : les cils extérieurs détectent les moindres chocs et aussitôt le parapode est en mesure de répondre à cette excitation en opérant le mouvement de retraite qui s'impose.

Quant à l'histologie, ASHWORTH représente les deux sortes de cellules nerveuses que l'on trouve dans l'organe latéral : plusieurs centaines de petites cellules accompagnées de quelques dizaines de très grosses (1901, fig. 28). Se référant au travail de EISIG sur les *Capitellidæ*, il décrit l'extrémité sous-cuticulaire de celles-ci, comme étant formée d'un bâtonnet cylindrique portant habituellement un seul cil ou très rarement deux. Nous avons vu que cette interprétation est erronée et, corrigeant légèrement celle de JEENER (1927, p. 103), nous aboutissons à celle que nous avons indiquée pour les *Ariciidæ* (fig. 6, A, IV). Les cellules ciliées de l'organe latéral envoient, à travers la cuticule, un prolongement cytoplasmique qui se renfle légèrement avant d'accéder au dehors et s'appuie sur un corpuscule basal presque superficiel.

Il résulte de ces quelques remarques que la famille des *Scalibregmidæ*, qui se rapproche par tant de ses caractères de celle des *Opheliidæ*, pousse cette ressemblance au maximum, lorsqu'il s'agit des organes nucaux et latéraux qu'elles ont absolument comparables.

CAPITELLIDÆ

Les *Capitellidæ* ont deux organes nucaux vésiculeux, qui peuvent faire saillie à l'extérieur (fig. 19, A), en houppettes garnies de longs cils vibratiles, ou demeurer cachées dans deux fossettes dorsales, situées à la base du prostomium.

BIBLIOGRAPHIE. — CLAPARÈDE (1863, p. 26; 1864, pp. 511 et ss., et pl. IV, fig. 9; 1868-1870, p. 280 et pl. 27, fig. 4, A) note le fait que *Notomastus* étale ses organes nucaux lorsqu'il est en

repos, et les rétracte lorsqu'on l'inquiète. DE QUATREFAGES (1865, p. 250) n'en fait pas mention. EISIG (1879, pl. VII, fig. 12; 1887, pp. 71-76-180-218-237-261) étudie dans le détail la morphologie de l'organe nucal de *Notomastus latericeus* SARS, *Dasybranchus caducus* GRUBE, *Mastobranchus Trinchesii* EISIG, *Heteromastus filiformis* (CLAPARÈDE), *Capitella capitata* (FABRICIUS), et montre qu'il est une dépendance du cerveau postérieur. DE SAINT-JOSEPH (1894, p. 119) signale la position de l'organe nucal, et FAUVEL (1927, p. 139-155) décrit les diverses espèces de cette famille et figure (fig. 51 b) les organes nucaux de *Notomastus lineatus*.

Après l'excellent travail de EISIG, il reste peu à faire sur cette famille; aussi nous bornerons-nous à une rapide retouche du cerveau d'une seule espèce et à l'étude histologique de l'organe nucal que l'anatomiste allemand n'a fait qu'effleurer.

Cerveau de *Notomastus latericeus*.

L'absence totale d'appendices céphaliques sur la partie antérieure du prostomium entraîne, chez *Notomastus*, la disparition du cerveau antérieur, ainsi que l'a noté EISIG pour tous les *Capitellidæ* qu'il a étudiés (1887, pp. 450 et ss.). RACOVITZA (1896, p. 167) le reconnaît également et y retrouve le cerveau postérieur (hintere und seitliche Lappen) de EISIG, et le cerveau moyen (vordere Lammen Seelappen), ainsi qu'il les conçoit chez tous les Polychètes. CLAPARÈDE (1868, pl. 27, fig. 4, F) en donne un dessin assez exact. Nous n'avons qu'à préciser l'innervation de l'organe nucal, ce qui nous aidera d'ailleurs à localiser plus exactement les deux zones cervicales.

Le cerveau est constitué de deux masses nerveuses superposées comprenant chacune une écorce faite de cellules nerveuses et un noyau central formé de substance ponctuée. EISIG avait noté que l'organe nucal recevait un nerf gros et court, issu de la partie postérieure de la masse supérieure (pl. 7, fig. 5). Nos coupes (fig. 19, B) nous ont montré qu'il existe un second nerf sortant de la pointe antérieure et se rendant à une autre région de l'organe nucal. Cette deuxième branche prend naissance dans un massif nerveux extrêmement riche en grosses cellules ganglionnaires : structure histologique que nous avons constamment retrouvée chez toutes les Polychètes. Ainsi, la masse nerveuse supérieure, tout entière, constitue le cerveau postérieur, puisque, de ses deux extrémités, sont issus les nerfs nucaux. Rappelons que cette dualité du nerf nucal n'est pas extraordinaire, BINARD et JEENER (1928, p. 189, fig. 29) l'ayant déjà trouvée chez *Flabelligera affinis* (*Chloræmidæ*). La masse inférieure porte les yeux, elle donne naissance latéralement à la commissure œsophagienne, et antérieurement à un nerf qui va s'étaler sur la lèvre supérieure : elle représente le cerveau moyen.

Le cerveau postérieur est formé de deux masses latérales symétriques, reliées l'une à l'autre par un isthme médian de substance ponctuée. Chaque moitié est bosselée latéralement de deux excroissances correspondant aux racines des nerfs nucaux. La figure 19 B représentant, en I, une coupe sagittale presque tangentielle, montre les îlots nerveux séparés (1-2-3); ceux-ci se soudent en II (coupe sagittale moins latérale). En III (figure schématique), 1 et 2 constituent le cerveau postérieur et 3 représente le cerveau moyen. Ces deux masses superposées nous ramènent au schéma que BINARD et JEENER (1928, p. 227) ont tracé d'un cerveau des Polychètes : « La distinction de deux masses transverses, écrivent-ils, est particulièrement nette dans les formes primitives; à mesure qu'on s'élève dans les diverses lignées de Polychètes, surtout chez les Sédentaires, la

séparation des deux masses fibrillaires et des deux racines de la commissure œsophagienne qui en sont issues devient moins évidente. » Chez les *Ariciidae* et les *Opheliidae*, cette distinction n'est pas facile à faire; par contre, nous avons vu que, chez les *Spionidae*, les *Chloræmidæ*, les *Cirratulidæ*, et maintenant les *Capitellidæ*, elle rendait parfaitement compte des divers ganglions nerveux du cerveau.

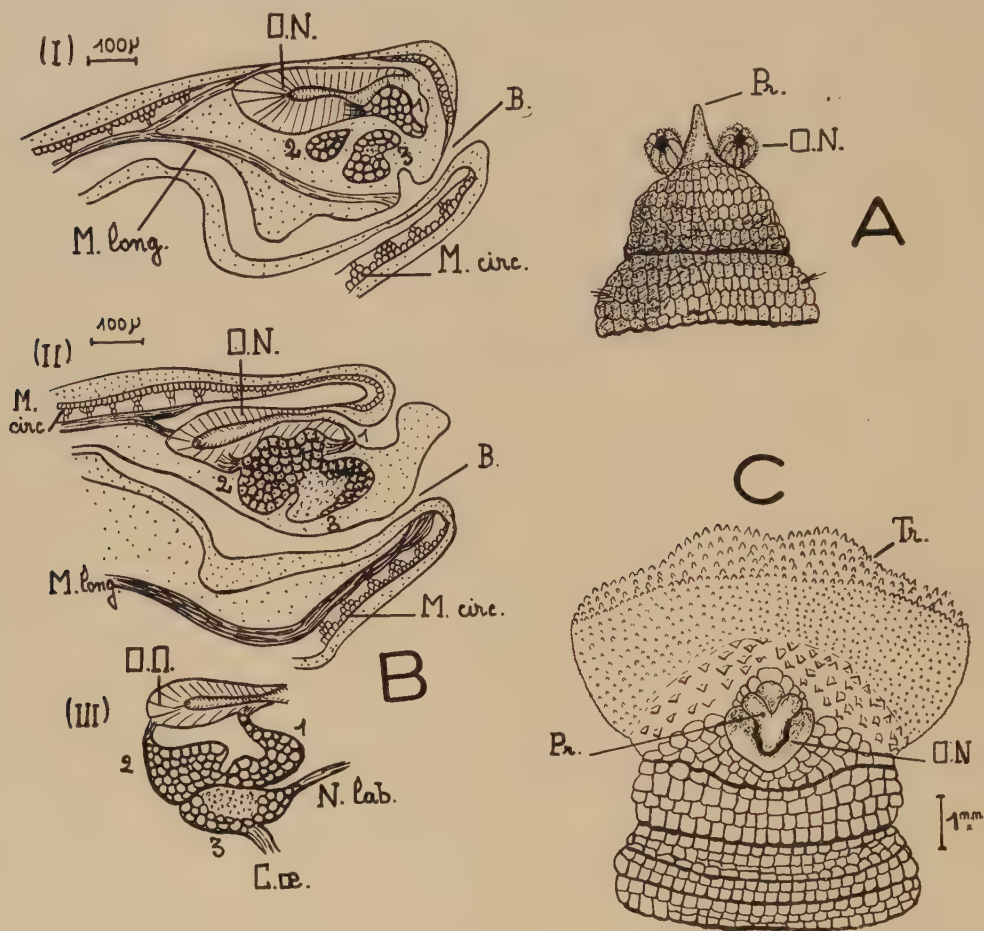


FIG. 19. — A. *Notomastus latericeus*. Partie antérieure, face dorsale avec les organes nucaux dévaginés. — B. *Notomastus latericeus*. I et II, coupes sagittales; III, figure schématique de profil. I, coupe sagittale presque tangentielle; II, coupe sagittale plus centrale. O. N., organe nucal; B, bouche; M. long., muscle longitudinal; M. circ., muscle circulaire; N. lab., nerf labial; C. œ., commissure œsophagienne. 1, lobe antérieur du cerveau postérieur; 2, lobe postérieur du cerveau postérieur; 3, cerveau moyen. — C. *Arenicola marina*. Partie antérieure, face dorsale. Pr., prostomium; Tr., trompe dévaginée.

Histologie de l'organe nucal de *Notomastus latericeus*.

ERISG, se bornant à un travail topographique, n'a donné qu'un rapide aperçu de l'histologie de l'organe nucal. Il y signale seulement des cellules ciliées et des éléments qu'il appelle « cellules de remplacement » (pp. 74-75), ces dernières étant certainement des cellules nerveuses épidermiques. En réalité, l'organe nucal comprend en plus quelques cellules de soutien et de multiples cellules migratrices.

Les cellules ciliées sont du type ordinaire. Elles constituent la plus grande partie de l'organe nucal dont elles forment la trame. Les cils en bouquets atteignent une vingtaine de microns; ils sont très fins. L'alignement presque parfait des cellules, et la juxtaposition sous la cuticule des faisceaux des racines ciliaires qui la bordent intérieurement d'une ligne dentelée, donnent à cet organe l'allure caractéristique que nous lui avons reconnue chez toutes les Polychètes déjà étudiées.

Les *cellules de soutien* ne paraissent pratiquement pas dans l'organe lui-même. Elles sont cantonnées à son pourtour.

Les *cellules nerveuses épidermiques*, peu abondantes, occupent la place habituelle.

Les *cellules migratrices*, très nombreuses, forment des traînées irrégulières, non loin de la surface ciliée.

L'innervation de l'organe nucal, qui atteint ici une taille très grande, est assurée par deux nerfs. Ceux-ci lui envoient un double faisceau de fibres émanées des grosses cellules ganglionnaires et l'ensemble, accompagné de quelques cellules nerveuses ordinaires, s'étale tout le long de la basale.

L'organe nucal des *Capitellidæ*, par son extension considérable, comme par sa structure histologique, ressemble beaucoup à celui des *Opheliidæ*; nous verrons qu'il s'en rapproche également par son mode de dévagination. Malgré son grand développement, il apparaît très nettement que l'organe nucal des *Capitellidæ* n'est qu'un épiderme assez peu modifié.

Organe latéral de *Notomastus latericeus*.

CLAPARÈDE (1868, pl. 27, fig. 4, C) donne une figure de l'organe latéral de *Notomastus*, vu dans son ensemble. EISIG (1887, pp. 501 et ss., et pl. X, fig. 1 à 13) en produit de nombreuses coupes dont il fait l'histologie. Dans son schéma de la page 87, il indique sa façon de comprendre la structure de cet organe. A propos des *Ariciidæ* et des *Opheliidæ*, nous avons vu, à la suite de JEENER (1927, p. 102), en quoi il fallait la modifier. Ce que nous avons dit alors s'applique ici très exactement.

L'homologie, que certains auteurs ont voulu y voir avec les organes nucaux, sera étudiée plus loin.

ARENICOLIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — AUDOUIN et MILNE-EDWARDS (1834, pp. 285 et ss.), DE QUATREFAGES (1865, II, pp. 262-266), DE SAINT-JOSEPH (1894, pp. 121 et ss.) ne signalent pas l'organe nucal des *Arenicolidæ*. EHLERS (1892, p. 264), RACOVITZA (1896, p. 126), le mentionnent rapidement. GAMBLE et ASHWORTH (1898 et 1900), ASHWORTH (1904, p. 182; 1909, p. 118), FAUVEL (1899 *a*, p. 23; 1899 *b*, p. 285; 1899 *c*, p. 128; 1927, p. 160), le décrivent et le figurent, mais sans donner de détails histologiques.

Etude de l'*Arenicola marina*.

CERVEAU. — Le cerveau de l'*Arenicola marina* et des espèces voisines, très vaguement représenté par VOGT et YUNG (1888, p. 490 et fig. 249), a été trop bien décrit par ASHWORTH (1898, pl. V, fig. 26, et 1904, p. 174) et FAUVEL (1899, pp. 127-130) pour

qu'il soit besoin d'y revenir. Notons seulement qu'on y trouve les trois parties typiques : cerveau antérieur, moyen et postérieur, que RACOVITZA (1896) avait relevées chez plusieurs familles de Polychètes et qu'il attribuait abusivement à toutes les autres.

MORPHOLOGIE DE L'ORGANE NUCAL. — L'organe nucal est inséré à l'arrière du prostomium, sur le cerveau postérieur, à la face dorsale. Pour l'apercevoir, il faut étirer vers l'avant les trois lobes du prostomium et les dégager de l'anneau buccal qui les recouvre normalement. On fait ainsi apparaître la gouttière nucale, qui s'étend de façon continue sur un arc de cercle de 60° environ, bordant la face postérieure du prostomium (fig. 19, C). La zone ciliée n'est pas interrompue sur la ligne médiane, si bien que les deux organes nucaux n'en forment plus qu'un seul (FAUVEL, 1899, p. 128). Cependant, les cils sont de moins en moins nombreux à mesure qu'on avance vers la ligne médiane, et leur longueur décroît en même temps que leur nombre. FAUVEL (1899) donne de multiples précisions sur la morphologie de l'organe nucal des *Arenicolidae*. Il signale, chez toutes les espèces étudiées par lui, un sac volumineux qui représente cet organe.

L'ouverture externe est étroite chez *Arenicola cristata*, *A. marina*, *A. Claparedii*; elle est beaucoup plus grande chez *A. ecaudata* et *A. Grubii*. Chez tous, l'organe nucal se dégage nettement du reste de la masse cérébrale, en deux lobes distincts. Immédiatement en arrière, prend naissance la commissure œsophagienne.

Comme l'indique ASHWORTH (1904, fig. 57), cette disposition de l'organe nucal existe déjà chez les stades *Clymenides* des jeunes Arénicoles. Il restait à faire l'étude histologique.

HISTOLOGIE DE L'ORGANE NUCAL. — Chez *Arenicola marina*, l'organe nucal apparaît comme faisant partie intégrante du cerveau, dont il constitue les deux lobes postérieurs. La substance nerveuse cervicale s'y continue sans changer d'allure. Nous retrouvons là un puissant amas de grosses cellules ganglionnaires bipolaires, dont nous avons toujours constaté la présence à proximité de l'organe nucal. Elles forment la partie arrière du cerveau postérieur et envoient leurs prolongements protoplasmiques dans l'organe sensoriel. Leurs caractéristiques sont constantes : grande taille, volumineux noyau rond pourvu d'un gros nucléole et très pauvre en chromatine, cytoplasme granuleux intensément acidophile.

Il n'y a pas de nerf ni de ganglions nucaux proprement dits, puisque l'un et l'autre sont noyés dans le cerveau même. L'organe nucal s'étend assez loin vers l'arrière, dans le repli qui sépare le prostomium du premier segment.

Il est formé : 1° De cellules ciliées très hautes (EHLERS, 1892, p. 264) à cils courts et épais, serrées les unes contre les autres, possédant un noyau allongé à contenu très clair. 2° De cellules de soutien, abondantes sur les bords et presque inexistantes au centre. Ces cellules ont un noyau ressemblant à celui des cellules ciliées, mais plus arrondi et de dimensions moindres. 3° De quelques cellules nerveuses épidermiques à noyau très coloré. 4° De cellules glandulaires, localisées contre la basale, entre les points d'insertion des cellules ciliées (fig. 20). Ces dernières auraient sans doute été appelées « migratrices » par RACOVITZA; mais, étant donné leurs membranes parfaitement reconnaissables et l'abondante sécrétion qu'elles renferment, il est préférable de les classer parmi les cellules sécrétrices typiques.

Très hautes et abondamment ciliées au contact du cerveau, les cellules vibratiles

deviennent de plus en plus courtes, à mesure qu'on s'en éloigne; elles perdent en même temps leur allure bien régulière et cèdent peu à peu la place à des cellules de soutien qui arrivent à les remplacer presque complètement vers l'arrière. Ainsi, partant du cerveau, on passe graduellement d'un organe nucal typique et complexe à un épiderme banal. Ce qui rappelle, une fois de plus, l'origine épidermique de l'organe nucal.

PHYSIOLOGIE. — La gouttière ciliée des *Arenicolidæ* n'est pas dévaginable, à proprement parler; cependant, elle peut saillir plus ou moins dans son repli ou se contracter sous l'action de muscles insérés sur la basale. Elle est d'ailleurs solidaire des trois lobes du prostomium et n'apparaît au dehors que lorsque ceux-ci sont complètement dégagés de l'anneau buccal.

FIG. 20.

Arenicola marina.

Organe nucal.

Cut., cuticule;

C. v., cils vibratiles;

C. b., corpuscules
basaux;C. ép., cellule nerveuse
épidermique;

C. s., cellule de soutien;

C. gl., cellule
glandulaire;

Bs., basale;

C. c., cellule ciliée.



Cet organe constitue un terme de passage, entre les organes absolument fixes du type *Maldanidæ* ou *Nereidæ* et les organes dévaginables proprement dits, comme ceux des *Opheliidæ*, *Capitellidæ* et *Ariciidæ*. *Arenicola Grubii* et *A. ecaudata*, étudiés d'après leur aspect extérieur et sur coupes, nous ont donné exactement les mêmes résultats. Il est vraisemblable que les autres espèces de cette famille si homogène ne présentent pas non plus de différence sur le sujet qui nous occupe.

MALDANIDÆ

Avec la famille des *Maldanidæ*, nous arrivons à des Polychètes tubicoles et nous atteignons, par conséquent, des formes plus sédentaires que celles que nous avons étudiées jusqu'à présent. Cette remarque, valant pour l'ensemble des cas, doit d'ailleurs être appliquée avec discernement aux différents groupes, puisque, d'une part, parmi les Annélides Sédentaires, plusieurs comme les *Sabellidæ* et les *Terebellidæ* quittent facilement leurs tubes, et que, d'autre part, certains *Nereidæ* et *Eunicidæ*, qui comptent parmi les

Polychètes Errantes typiques, se secrètent immédiatement un abri si on les chasse de celui qu'ils occupent. La limite reste imprécise entre Polychètes dites Errantes et Polychètes dites Sédentaires.

Les Maldanidæ, quoique très nombreux, présentent tous une même allure qu'ils doivent à leur corps régulièrement cylindrique et comme tronqué aux deux extrémités. Leur prostomium, sans appendice, porte deux organes nucaux, en fentes allongées, de part et d'autre d'une carène céphalique médiane. Ils vivent dans un tube membraneux plus ou moins recouvert de vase ou de sable. Nous étudierons plusieurs d'entre eux, groupés en trois sous-familles.

I. Sous-famille des EUCLYMENIDÆ (tête en plaque limbée oblique); *Clymene lumbricoides* (DE QUATREFAGES); *Leiochone clypeata* (DE SAINT-JOSEPH); *Johnstonia clymenoides* (DE QUATREFAGES).

II. Sous-famille des *Nichomachinæ* (tête sans plaque limbée) : *Petaloproctus terricola* (DE QUATREFAGES).

III. Sous-famille des *Maldaninæ* (tête en carène bordée d'un limbe échancré) : *Maldane Sarsi* (MALMGREN); *Maldane glebifex* (GRUBE).

Clymene lumbricoides.

BIBLIOGRAPHIE. — DE QUATREFAGES (1865, t. II, p. 236), décrivant le lobe céphalique de *Clymene lumbricoides*, y signale deux plis longitudinaux qui évidemment représentent les organes nucaux; mais l'auteur n'y a pas vu les cils vibratiles. DE SAINT-JOSEPH (1894, p. 134, et 1906, p. 173) fait de même. RACOVITZA (1896, pp. 233 et ss., pl. V, fig. 40-49) décrit *C. lumbricoides* et *C. Oerstedii*, et fait l'histologie de leurs organes nucaux. Nous partirons de son étude pour mener la nôtre. ORLANDI (1898, p. 35, et fig. 35 et 43) s'occupe d'une espèce voisine, *C. palermitana* (GRUBE) dont il décrit le cerveau. FAUVEL (1927, p. 172) note, sur le prostomium de *C. lumbricoides*, « la carène et deux sillons nucaux, parallèles, s'étendant en ligne droite, jusque vers le milieu de la plage céphalique ».

CERVEAU. — RACOVITZA (1896, p. 234) écrit : « L'encéphale apparaît comme une bandelette transversale, plus épaisse aux extrémités qu'au milieu, mais ne laissant reconnaître ni sillon, ni ganglions individualisés à sa surface. » Ses deux figures-texte représentent ce cerveau extrêmement réduit. De son côté, ORLANDI (1898, pp. 35 et ss.) voit 4 ganglions arrondis se partager le cerveau de *C. palermitana*. Nous n'avons étudié aucune de ces espèces, mais ce que nous verrons des autres nous incite à croire que la vérité se trouve entre ces deux opinions extrêmes : RACOVITZA aurait trop simplifié et ORLANDI trop compliqué.

ORGANE NUCAL. — D'après RACOVITZA (p. 288), l'organe nucal comprend des cellules ciliées, des cellules nerveuses épidermiques dont il distingue deux catégories, des cellules migratrices et des éléments de soutien. C'est par comparaison que nous allons étudier les formes voisines.

Leiochone clypeata.

BIBLIOGRAPHIE. — Cette espèce a été beaucoup étudiée; elle le doit probablement à la facilité qu'on a de se la procurer. DE QUATREFAGES (1865, t. II, p. 243) n'en donne qu'une diagnose rapide et ne parle pas de l'organe nucal. CLAPARÈDE (1868, p. 452) fait de même. DE SAINT-JOSEPH (1894, pp. 139 et ss.) décrit le lobe céphalique sur lequel se trouvent « deux plis minces qui se rejoignent en arrière ». RACOVITZA (1896, p. 237) s'en occupe sous le nom de *Leiocephalus*

leiopygos (DE QUATREFAGES); il donne les différences que cette espèce présente avec *Clymene lumbricoides*, notamment par son cerveau plus ramassé et par la plus grande profondeur de sa gouttière nucal. ORLANDI (1898, p. 18) et MAC INTOSH (1915, p. 313) confirment ces résultats. ARWIDSSON (1906, p. 148 et pl. 6, fig. 189) donne une figure de l'organe nucal. JOYET-LAVERGNÉ (1910, p. CII) fournit des renseignements nombreux sur la constitution de l'épiderme, mais il n'entreprend pas la comparaison avec l'épiderme nucal. FAUVEL (1927, p. 188), dans sa Faune de France, note « les deux longues fentes nucales parallèles au rebord externe membraneux » qui constituent les organes nucaux.

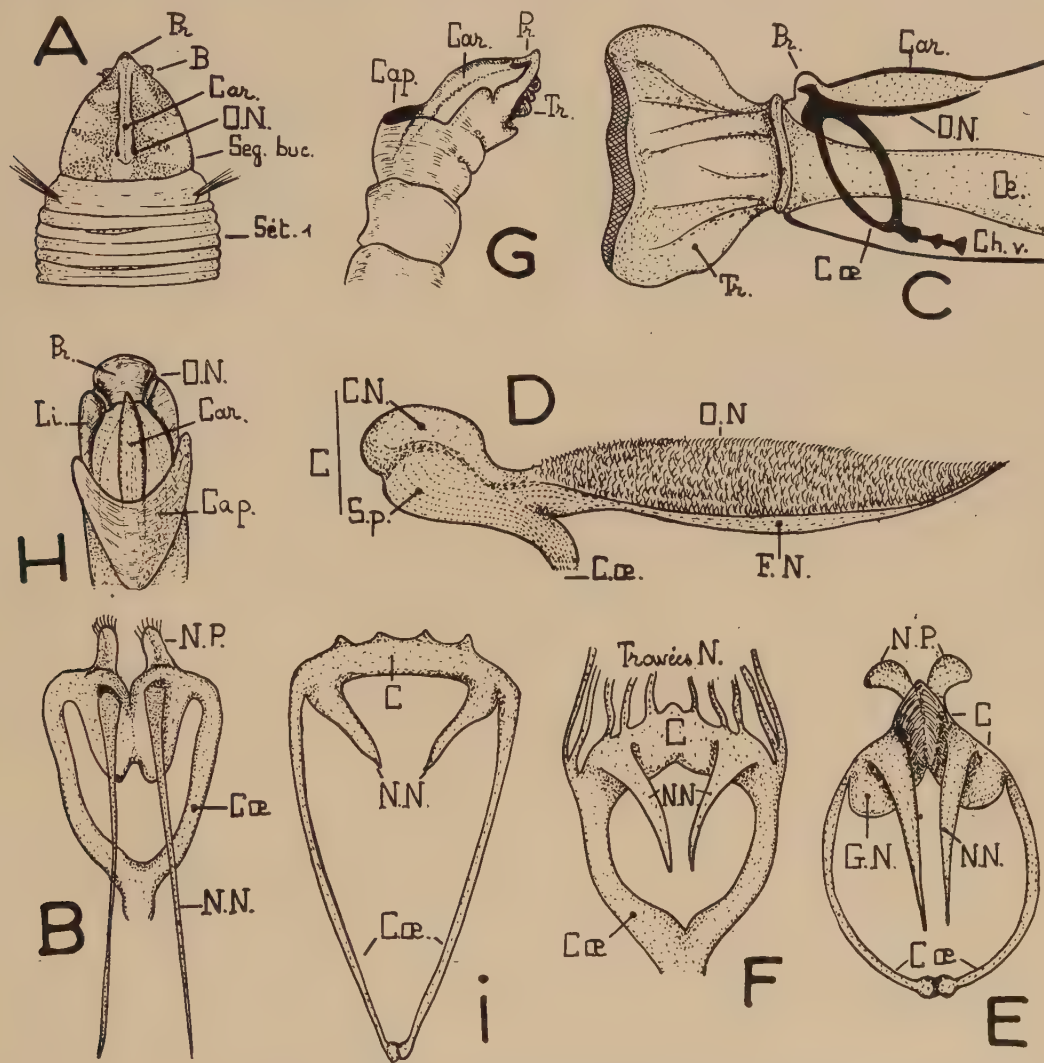


FIG. 21. — A, B, C, D. *Leiochone clypeata*. - A. Extrémité antérieure, vue par la face dorsale. Pr., prostomium; B., bouche; Car., carène; O. N., organe nucal; Seg. buc., segment buccal; Sét. 1, premier sétigère. - B. Figure schématique du cerveau. N. P., nerf palpaire; C. α., commissure œsophagienne. N. N., nerf nucal. - C. Figure schématique du système nerveux, vu de profil, faite d'après la dissection et des coupes. œ., œsophage; Ch. v., chaîne nerveuse ventrale; Tr., trompe. - D. Organe nucal, de profil. Figure schématique. C., cerveau; C. n., cellule nerveuse; S. p., substance ponctuée; F. n., Fibres nerveuses. — E. *Johnstonia clymenoides*. Figure schématique du cerveau. Vue dorsale. N. P., nerf palpaire; G. N., ganglion nucal; N. N., nerf nucal. — F. *Petaloproctus terricola*. Figure schématique du cerveau. Travées N., travées nerveuses épidermiques. — G, H, I. *Maldane Sarsi*. - G. Partie antérieure, de profil. Cap. capuchon céphalique. - H. Partie antérieure, vue dorsalement. Li., limbe. - I. Figure schématique du cerveau.

CERVEAU. — RACOVITZA, partant du cerveau de *Clymene lumbricoïdes* et disant que celui de *Leiochone clypeata* a la même forme de bandelette transversale, « quoique plus ramassée », ne donne pas une idée exacte de l'allure de ce dernier. Celui-ci est pratiquement carré. Il est situé tout à fait à l'extrémité antérieure du prostomium, en avant des fentes nucales (fig. 21, A). Un sillon antéro-postérieur médian le divise en deux masses symétriques. Chacune d'elles émet vers l'avant un prolongement nerveux qui s'incurve vers la face ventrale (nerf palpaire rudimentaire), et en arrière une lame longue et mince qui constitue le nerf nocal (fig. 21, B). Deux cordons latéraux en partent aussi qui forment le collier œsophagien (fig. 21, C). La face dorsale est légèrement bombée, la face ventrale excavée. L'ensemble est donc plus complexe que ne le laisse supposer RACOVITZA, sans toutefois permettre d'y retrouver les trois aires sensibles distinctes, qui selon lui seraient typiques chez les Polychètes. Seule ici, la zone nocale est bien développée; les deux ganglions supportant les longues lames nerveuses de l'organe nocal, constituant la totalité du cerveau. Il serait illusoire de vouloir rechercher un centre nerveux distinct à la base des deux courts nerfs palpaire. Cela n'a pas empêché RACOVITZA, argumentant sur *Clymene lumbricoïdes* (p. 236) et appliquant ensuite (p. 237) ces données à *Leiochone clypeata*, d'essayer de justifier sa théorie des trois cerveaux : « A l'endroit d'où partent les nerfs nucaux, l'amas formé par les cellules ganglionnaires, plus nombreuses ici qu'ailleurs, pourrait représenter le rudiment du cerveau postérieur. De même, à la base du nerf du palpe, l'agglomération de cellules qui s'y trouvent pourrait être considérée comme un vestige du cerveau antérieur. Le cerveau moyen serait situé au milieu et c'est lui qui donnerait naissance aux connectifs. » Tous ces conditionnels ne font pas apparaître sur nos coupes autre chose que les deux ganglions droit et gauche que nous avons signalés et que réunissent entre eux de nombreuses fibres commissurales. L'aire sensible nocale étant seule développée ici; les ganglions qui constituent habituellement les cerveaux moyen et antérieur ne sont pas représentés, ce qui confirme ce que nous savons déjà des Polychètes.

Tout ce cerveau est en continuité avec l'épiderme, aussi la seule dissection ne saurait donner une idée exacte de sa morphologie. Comme l'indique RACOVITZA, l'extérieur est formé de cellules nerveuses et l'intérieur de substance ponctuée.

ORGANE NUCAL. — Les organes nucaux, qui s'étendent en ligne droite à l'arrière du cerveau, sont encastrés dans deux fentes longitudinales parallèles, rapprochées l'une de l'autre : « Les cils étant confinés à la partie inférieure du flanc interne de la gouttière » (RACOVITZA, p. 237). Au fond de la gouttière, court le nerf nocal constitué par un ensemble de fibres et de cellules nerveuses venant du ganglion correspondant. A cet endroit, la masse nerveuse est renflée et, ainsi que nous l'avons constamment remarqué dans tous les autres groupes, il s'y trouve une accumulation de grosses cellules ganglionnaires. Le nerf nocal, de fort calibre au fond de la gouttière, s'étale en hauteur, jusqu'au sommet de la carène médiane s'amincissant à mesure qu'il monte. Il forme ainsi une lame, longue de 2 à 3 mm et haute de 1/2 mm environ. Toute cette surface est hérissée de cils vibratiles (fig. 21, D - 22, A). La description histologique a été esquissée par ARWIDSSON (pl. V, fig. 189) et faite en détail par RACOVITZA. Entre une basale et une cuticule constituées comme nous les avons décrites dans tous les autres organes nucaux, se trouvent des cellules ciliées, des cellules de soutien, des cellules nerveuses épidermiques et des cellules migratrices (description faite sur *Clymene lumbricoïdes* et valable pour *Leiochone cly-*

peata). Nous sommes absolument d'accord avec RACOVITZA au sujet des longues cellules de soutien très étirées qu'il situe au pourtour de l'organe et des cellules migratrices placées au voisinage de la basale. Par contre, nous n'avons pas remarqué qu'il y eût deux sortes de cellules nerveuses épidermiques, toutes étant du type habituel; enfin, nous ajoutons à sa description des cellules ciliées, le faisceau de racines ciliaires qui dans chacune d'elles donne naissance aux cils vibratiles.

A ces quelques détails près, nous nous rallions à sa description et à la figure 46 qu'il en donne à la planche V.

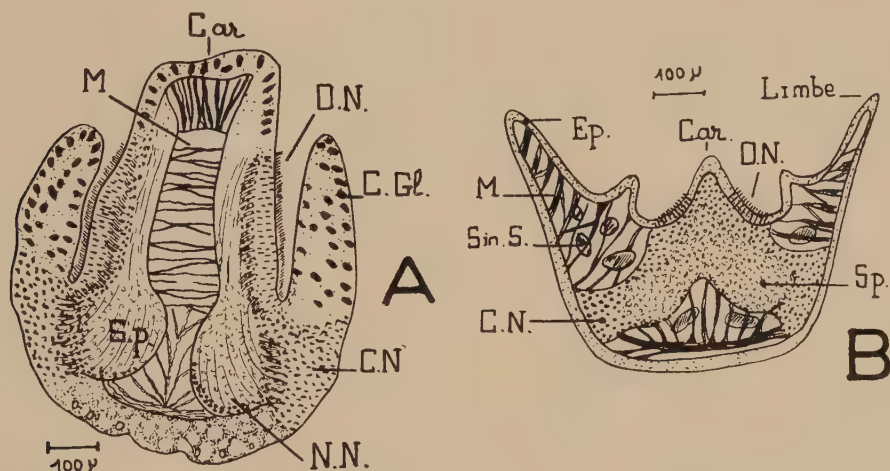


FIG. 22. — A. *Leiochone clypeata*. Coupe transversale de l'organe nuchal. M., muscles; Car., carène; O. N., organe nuchal; C. gl., cellules glandulaires; C. n., cellule nerveuse; N. N., nerf nuchal; S. p., substance ponctuée. — B. *Johnstonia clymenoides*. Coupe transversale du cerveau, dessin schématisé. Ep., épiderme; C. n., cellule nerveuse; Sin. S., sinus sanguin.

Johnstonia clymenoides.

BIBLIOGRAPHIE. — DE QUATREFAGES (1865, t. II, p. 245) en fait une description purement externe et ne signale pas l'organe nuchal. DE SAINT-JOSEPH (1898, p. 396) le mentionne, ainsi que FAUVEL (1927, p. 184, fig. 64 a).

CERVEAU ET ORGANE NUCAL. — Le cerveau occupe la pointe du prostomium, comme chez *Leiochone clypeata*, et se divise également en deux ganglions symétriques. La face supérieure du cerveau, épousant la courbure de la carène dorsale, a la forme d'une selle et repose par ses bords inférieurs sur la paroi latérale de l'Annélide (fig. 22, B). La bande transversale, signalée par RACOVITZA, est donc ici sensiblement déformée. Partant de l'avant, deux expansions nerveuses se recourbent vers la face ventrale, représentant les nerfs palpaire; latéralement se trouvent les connectifs œsophagiens et postérieurement les deux lames parallèles des organes nucaux (fig. 21, E). La substance ponctuée interne est recouverte d'un cortex fait de cellules nerveuses qui vont s'intriquer dans l'épiderme.

Ce cerveau n'a donc aucune différence notable avec celui de *Leiochone clypeata*; l'organe nuchal n'en présente pas non plus.

Petaloproctus terricola.

BIBLIOGRAPHIE. — DE QUATREFAGES (1865, t. II, p. 247), CLAPARÈDE (1868, p. 457), DE SAINT-JOSEPH (1894, p. 144, et 1906, p. 174), se contentent d'une description de l'extérieur; ils n'ont pas vu l'organe nuczal. RACOVITZA (1896, p. 238) compare brièvement *Petaloproctus terricola* à *Clymene lumbricoides* et à *Leiochone clypeata*, et n'y trouve pas de différence notable. FAUVEL, dans sa Faune de France (1927, p. 195, fig. 68 b), note les « deux organes nuczaux courts et divergents. »

CERVEAU ET ORGANE NUCAL. — Le cerveau est situé à la partie antérieure du prostomium, en avant des organes nuczaux. Il affecte la forme d'une bandelette transversale, ainsi que l'a indiqué RACOVITZA. Il n'y a aucune séparation entre les parties droite et gauche, mais un seul massif nerveux, constitué intérieurement de substance ponctuée et

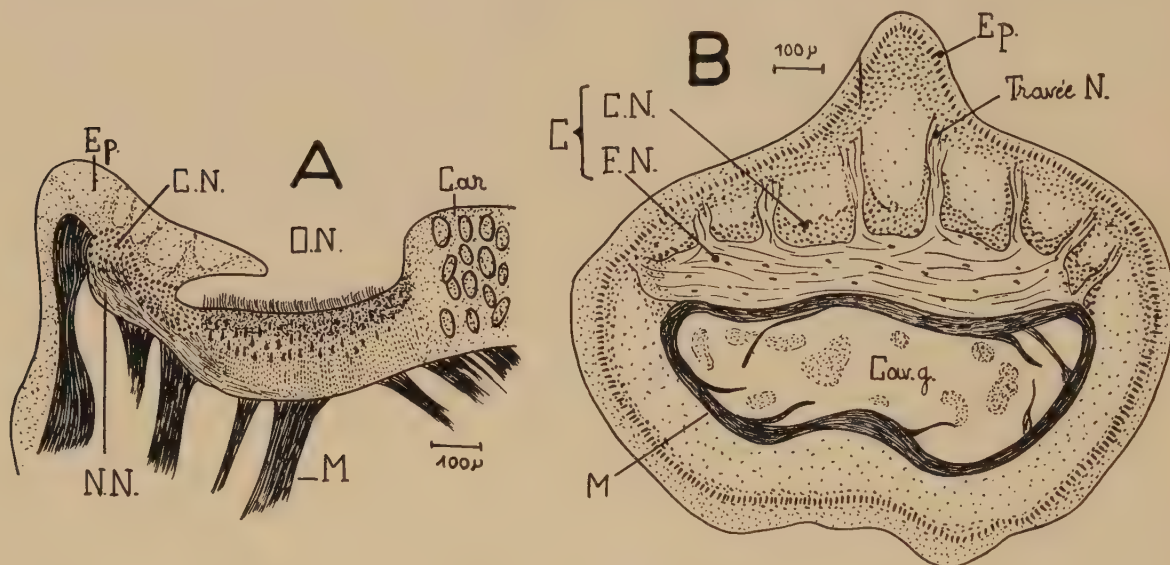


FIG. 23. — A. *Maldane Sarsi*. Coupe sagittale de l'organe nuczal. Ep., épiderme; C. n., cellule nerveuse; O. N., organe nuczal; Car., carène; M., muscle; N. N., nerf nuczal. — B. *Petaloproctus terricola*. Coupe transversale du cerveau. Dessin schématisé. C., cerveau; F. n., fibres nerveuses; Travée N., travée nerveuse épidermique; Cav. g., cavité générale.

extérieurement de cellules nerveuses (fig. 21, F). Celles-ci pénètrent l'épiderme en longues travées et s'y dispersent complètement. Nous n'avons pas observé jusqu'ici une fusion aussi poussée entre ces deux tissus (fig. 23, B). L'organe nuczal, beaucoup moins allongé que chez les espèces précédentes, présente la même structure histologique essentielle; cependant, nous n'y avons pas vu de cellules migratrices.

Maldane Sarsi et Maldane glebifex.

BIBLIOGRAPHIE. — DE QUATREFAGES (1865, t. II, p. 246) et MALMGREN (1867, p. 208, et fig. 57, pl. XI) en font une rapide description, sans aucune mention des organes nuczaux. FAUVEL (1914, p. 256, et 1927, p. 197) signale la présence « des organes nuczaux courts, divergents, arqués » (fig. 21, G, H).

CERVEAU ET ORGANE NUCAL. — Le cerveau ressemble à celui de *Petaloproctus terricola*. Il est constitué d'une bande transversale émettant de chaque côté un léger renflement correspondant au départ des nerfs nucaux; à l'avant, quelques fibres vont s'étaler sur l'extrême pointe du prostomium. Les connectifs œsophagiens qui continuent cette bande vont se rejoindre sous la bouche, très loin en arrière (fig. 21, I). Comme chez les espèces précédentes, la matière cervicale fait corps avec l'épiderme voisin, et on ne peut y distinguer aucun ganglion particulier. L'organe nucal, très court, est constitué par une lame ciliée assez profonde (fig. 23, A).

Son histologie n'offre rien de particulier.

CONCLUSION. — Il résulte, de notre étude sur les *Maldanidæ*, que dans cette famille l'organe nucal est parfaitement comparable d'une espèce à l'autre. Sa situation sur la face dorsale du protomium dans une profonde gouttière, son innervation par le cerveau et sa structure histologique sont les mêmes partout.

Par contre, le cerveau, beaucoup plus simple que tous ceux que nous avons considérés jusqu'ici, subit chez les *Maldanidæ* une forte régression, puisque ceux-ci en perdent la partie moyenne qu'avaient conservée les *Aricidæ*, *Spionidæ*, *Cirratulidæ*, *Opheliidæ*, *Scalibregmidæ*, *Capitellidæ* et *Arenicolidæ*. Cette régression se fait en deux stades qu'il est intéressant de suivre dans cette famille. Le premier palier est atteint avec *Leiochone clypeata* et *Johnstonia lumbricoïdes*, qui présentent encore un cerveau bilobé formé de deux ganglions constituant une concentration nerveuse non négligeable. Le second l'est avec *Petaloproctus terricola*, *Maldane Sarsi* et *Maldane glebifex*, dont le cerveau n'est plus qu'un cordon transversal, sans aucune différenciation entre ses éléments. On ne saisit pas bien la cause de cette différence de degré dans la simplification du cerveau. Peut-être, faut-il la chercher dans la facilité plus ou moins grande avec laquelle ces diverses espèces quittent leurs tubes; les plus dégradés, *Petaloproctus terricola* et *Maldane* étant certainement les plus « casaniers »; *Leiochone* et *Johnstonia* ayant gardé davantage l'habitude du mouvement, auraient conservé quelque chose du cerveau plus développé de leurs ancêtres.

Quoi qu'il en soit, les *Maldanidæ* tubicoles et très sédentaires dans l'ensemble, ayant perdu leurs appendices céphaliques et la spécialisation sensitive qui en résulte, n'ont conservé du cerveau que la zone nucale. La substance nerveuse est ici réduite à la fraction qui correspond chez les autres Polychètes au cerveau postérieur. La partie antérieure du prostomium n'est, en effet, qu'un tissu neuro-épidermique peu différencié, qui n'a pas du tout la structure d'un ganglion et qui passe insensiblement à celle que nous avons décrite dans le ganglion nucal. Quant au cerveau moyen, on n'en trouve aucune trace. C'est la première fois que nous constatons chez les Polychètes une réduction aussi complète du cerveau.

SABELLARIIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — DE QUATREFAGES. (1848, p. 15, et 1865, t. II, pp. 312 et ss.) décrit l'extérieur des *Sabellariidæ* et donne quelques détails sur le cerveau qui « n'est formé que d'une seule masse, bien franchement bilobée ». MEYER (1888, pp. 472 et 538), faisant le parallèle entre les *Hermellidæ* et les *Serpulidæ*, pense que l'organe nucal de ces deux familles a disparu et a été remplacé par l'orifice impair du canal néphridien. RACOVITZA (1896, p. 257) se rallie pleinement à cette façon de voir, que nous discuterons à propos des *Serpulidæ*. JOURDAN (1892,

p. 254) passant en revue les organes sensitifs de la partie antérieure, CAULLERY (1913) décrivant le lobe préoral, n'apportent pas de détails intéressant l'organe nuchal. FAUVEL (1927, pp. 205 et ss.), dans sa Faune de France, interprète les deux gros pédoncules operculaires comme étant les rames dorsales des deux premiers pieds, ce qui facilite la compréhension de la partie antérieure de ces Annélides et prépare à une explication correcte du cerveau. JOHANSSON (1927, pp. 33 et ss.), étudiant le cerveau, constate que celui-ci vient affleurer l'épiderme et y envoie quelques cellules nerveuses; il note que, volontiers, il attribuerait à cette plage le nom d'organe nuchal, « Moglischerweise einen Nuchalorgane ». BINARD et JEENER (1928, pp. 210 et ss.) complètent cette étude du cerveau en montrant que celui-ci est formé de deux masses superposées : la masse supérieure innervant tous les appendices céphaliques.

Chez *Sabellaria alveolata* la bouche, ventrale, est cachée sous un amas de filaments tentaculaires (fig. 24, A); elle est surmontée de deux opercules demi-cylindriques, armés d'une triple couronne de palées jaune d'or, et formant comme une colonne brusquement tronquée. Le prostomium est indistinct. Les deux premiers segments ont basculé par-dessus la bouche, recouvert le prostomium et porté très en avant les rames dorsales et ventrales qui constituent respectivement les palées et les soies capillaires bordant la bouche.

CERVEAU. — Le cerveau a suivi le mouvement de rabattement général vers le bas de la partie antérieure. Il se trouve immédiatement au-dessus de la bouche, c'est-à-dire à la face ventrale. Nous ne reviendrons pas sur la description faite par BINARD et JEENER (1928, p. 213, fig. 42); disons seulement qu'il est bien inutile de chercher dans ce cerveau des parties antérieure, moyenne et postérieure distinctes, comme l'aurait voulu RACOVITZA. JOHANSSON (1927, p. 28) avait déjà montré que l'ensemble résulte uniquement de la fusion de deux ganglions symétriques.

La partie interne du cerveau est constituée de substance ponctuée et de fibres commissurales; la partie corticale, de cellules nerveuses. Cette dernière envoie un prolongement court et massif vers l'épiderme qui, à cet endroit, présente quelques cellules ciliées.

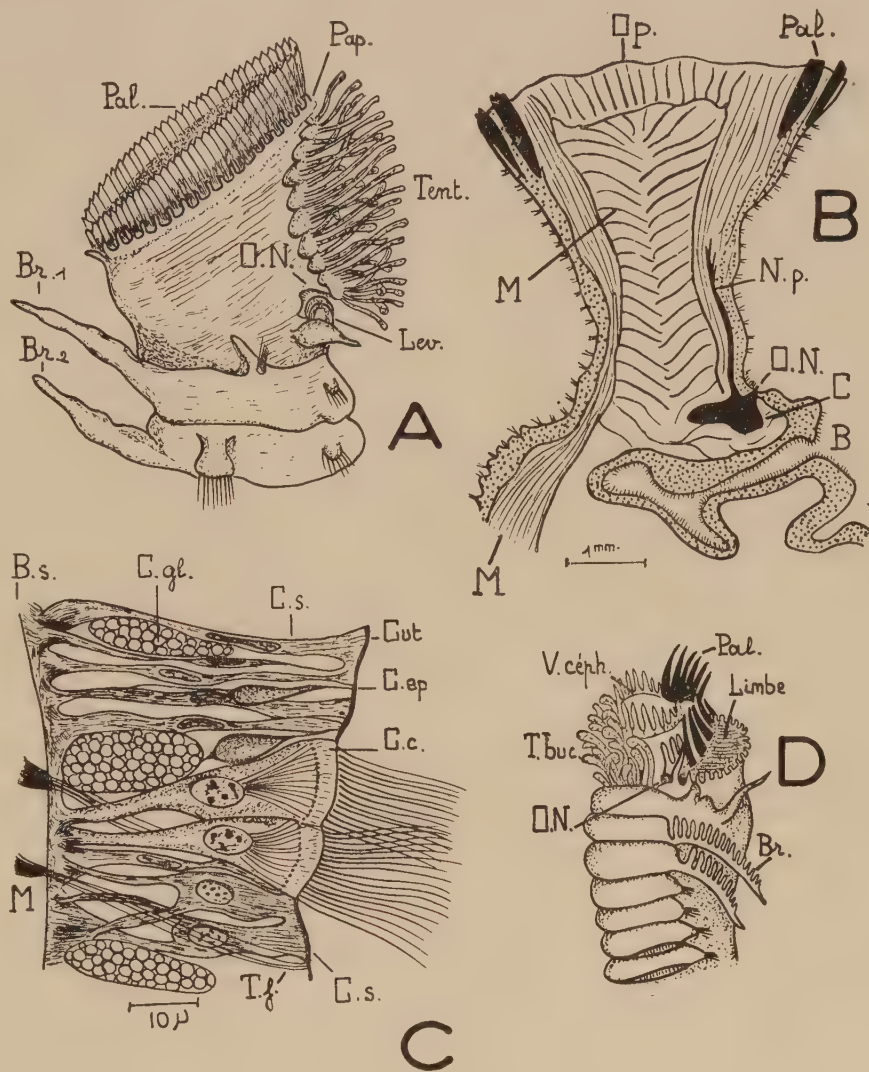
ORGANE NUCAL. — Ce sont ces cellules qui représentent l'organe nuchal. Le cerveau se prolongeant jusqu'à la zone sensitive, il n'y a pas à proprement parler de nerf, mais une simple expansion de la substance cervicale (fig. 24, B). Le point de contact du cerveau avec l'épiderme est médian et situé un peu en arrière du point de départ des gros nerfs des pédoncules. Il existe ainsi un seul organe nuchal, de très faibles dimensions.

Cet organe nuchal, dont seul JOHANSSON avait envisagé l'existence, peut facilement passer inaperçu par suite de sa petitesse. Il est formé de cellules ciliées, de cellules nerveuses épidermiques, de multiples éléments glandulaires et de soutien (fig. 24, C). La distribution de ces diverses cellules est assez particulière. Il n'existe pas ici de rangée uniforme des cellules ciliées donnant à l'organe son allure si caractéristique. Les cellules vibratiles, peu nombreuses, sont dispersées au milieu des autres éléments. Leur structure histologique est celle que nous connaissons : gros noyau allongé et faisceau de racines ciliaires aboutissant aux corpuscules basaux et aux cils. La faible épaisseur de l'organe nuchal fait que ses cellules sont peu allongées.

Les cellules de soutien sont également assez tassées, particulièrement certaines qui possèdent un corps cellulaire largement étalé sous la cuticule et plusieurs points d'insertion sur la basale. Les cellules dont parle JOURDAN, qui se continueraient en fibres musculaires, ont été mal interprétées par cet auteur. Il s'agit seulement de ce que

DEFRETIN vient de signaler (1949, p. 187) chez les *Nereidæ*. Les fibres musculaires aboutissant à la basale ne s'y arrêtent pas; elles la traversent et se continuent dans toute l'épaisseur de l'épiderme sous forme de tonofibrilles qui finalement vont s'implanter profondément dans la cuticule. Ces tonofibrilles épidermiques se mêlent aux cellules de soutien ordinaires. Elles contribuent à donner de la fermeté à l'épiderme et elles assurent aux muscles une insertion solide.

FIG. 24. — A, B, C, *Sabellaria alveolata*.
- A. Partie antérieure, vue de profil. Pal., palées; Pap., papilles; Tent., filaments tentaculaires; O. N., organe nucal; Lèv., lèvres; Br., (1 et 2), branchies du 1^{er} et du 2^e sétigère.
- B. Coupe sagittale de la partie antérieure. Figure semi-schématique. O. P., opercule; N. p., nerf du pédoncule; C., cerveau; B., bouche; M., muscles.
- C. Coupe sagittale de l'organe nucal, figure semi-schématique. B. s., basale; C. gl., cellule glandulaire; C. s., cellule de soutien; Cut., cuticule; C. ép., cellule nerveuse épidermique; C. c., cellule ciliée.
- D. *Amphictene auricoma*. Partie antérieure, de profil. V. céph., voile céphalique; Br., branchie; T. buc., tentacules buccaux.



Les cellules glandulaires sont du type ordinaire, ainsi que les cellules nerveuses épidermiques.

Tous ces éléments sont mélangés au hasard, dans la petite zone qui constitue l'organe nucal. Les abords immédiats et toute la surface de l'opercule sont parsemés de longs mouchets de cils vibratiles, établis dans de petits replis du tégument et portés par des bouquets de 2 à 3 cellules isolées dans un massif de cellules glandulaires. Nous n'avons

décelé aucun nerf important arrivant à ces cellules, auxquelles nous ne reconnaissons pas un rôle sensitif.

Ainsi, l'organe nucal de *Sabellaria alveolata* est extrêmement réduit comme dimensions et peu spécialisé. Il représente une zone épidermique légèrement modifiée pour un rôle sensitif, mais très éloignée de la perfection que nous avons décelée dans les grands organes nucaux des *Opheliidæ* ou des *Capitellidæ*. Si nous n'avions pas d'intermédiaires entre ces deux types, nous aurions hésité à parler de l'organe nucal des *Sabellariidæ*. Mais ces intermédiaires existent. La dégradation que nous avons vu s'amorcer chez certains *Maldanidæ*, comme *Petaloproctus terricola*, *Maldane Sarsi*, *M. glebifex*, s'accroît seulement ici. D'un type à l'autre, s'établit un passage progressif qui mène, de l'organe volumineux et très différencié, à la zone exiguë et à peine spécialisée que nous venons de décrire.

Avec les *Sabellariidæ*, vivant toujours enfoncés dans leurs tubes et absolument sédentaires, nous arrivons à un stade où l'organe nucal a presque disparu et où il n'en reste que des vestiges, encore reconnaissables, quoique bien peu marqués.

AMPHARETIDÆ

Nous ne ferons qu'une courte mention des *Ampharetidæ* dont P. FAUVEL a donné une monographie très soignée, sur laquelle il est inutile de revenir.

Le cerveau présente dans cette famille trois paires de ganglions, qui le font rentrer dans les catégories de RACOVITZA (FAUVEL, 1897, pp. 346 et 421; pl. XXIV, fig. 144). NILSSON (1927, p. 92, texte fig. 1) confirme cette façon de voir. Les deux organes nucaux sont formés d'un repli en forme de fossette non dévaginable, dans laquelle seule la face opposée au cerveau est ciliée. On y retrouve la structure de l'organe nucal : « cellules nerveuses et cellules vibratiles, accompagnées des éléments accessoires : cellules de soutien et cellules à mucus » (FAUVEL, p. 349). Cette conformation du cerveau, comme la perfection de l'organe, dénotent un animal qui, malgré son tube, n'a pas perdu toute habitude du mouvement. En effet, FAUVEL (p. 308) a observé que l'*Ampharete Grubei* sort spontanément de son abri et nage en pleine eau; après quoi, il se construit un nouveau tube plutôt que de revenir dans l'ancien.

AMPHICTENIDÆ

Notre étude portera sur *Pectinaria (Lagis) Koreni* MALMGREN, avec quelques références à *Pectinaria (Amphictene) auricoma* (MULLER) et *Amphictene Souriei* FAUVEL.

BIBLIOGRAPHIE. — MALMGREN (1865, p. 213 et pl. XIV, fig. 74), DE QUATREFAGES (1865, t. 2, pp. 327 et ss.); CLAPARÈDE (1868, pp. 373-385), WIREN (1885, pl. V, fig. 4), FAUVEL (1897, pl. XXV, fig. 171) et DE SAINT-JOSEPH (1898, pp. 405 et ss.) donnent des descriptions de l'extérieur de la Pectinaire, souvent très détaillées, mais ne font pas mention de l'organe nucal. NILSSON (1912), étudiant les homologies des tentacules buccaux des *Amphictenidæ*, décrit sommairement les organes nucaux placés à leur contact (p. 97) et fait l'histologie de ces derniers (p. 139). FAUVEL, dans sa Faune de France (1927, p. 218), note leur place et leur forme pour chacune des espèces de la famille. Dans un ouvrage posthume de WATSON (1928, p. 51), publié par FAUVEL, on

trouve d'intéressantes précisions sur les changements de forme qui affectent les organes nucaux sur le vivant. BINARD et JEENER (1928, pp. 203-207), dans le cadre de leur étude sur le lobe préoral des Polychètes, décrivent le cerveau de *Lagis Koreni* et ses relations avec les organes nucaux.

DESCRIPTION. — La partie antérieure de *Lagis Koreni* a été profondément modifiée par une céphalisation très poussée. Le prostomium indistinct est fusionné avec le segment buccal et recouvert par un voile céphalique longuement denticulé qui retombe sur la bouche. Celle-ci est complètement cachée par un amas de tentacules. A droite et à gauche, se trouvent les organes nucaux qui, de ce fait, sont très éloignés de la face dorsale. Au-dessus s'élèvent deux arcs convergents de fortes palées dorées, puis, en arrière, une aire semi-lunaire plane qui constitue le limbe dorsal. Le reste du corps est plus facile à interpréter; il se termine par une partie foliacée, repliée sous l'abdomen : la scaphe.

WATSON a décrit avec soin les organes nucaux, insistant sur leur mobilité continuelle et

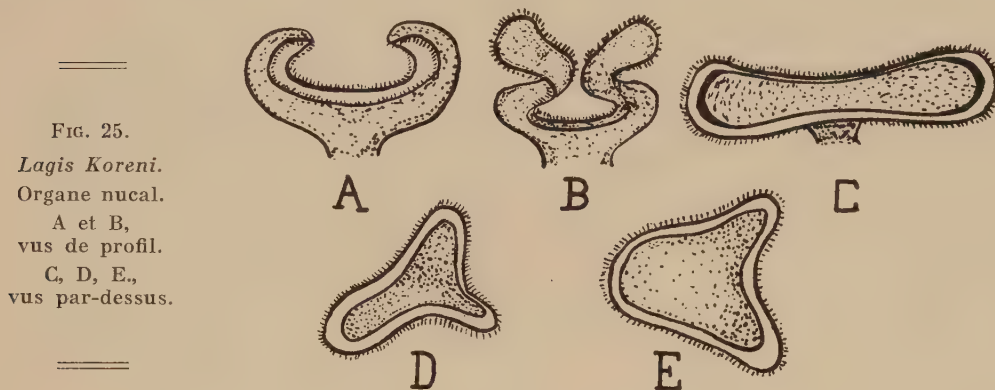


FIG. 25.
Lagis Koreni.
Organe nuchal.
A et B,
vus de profil.
C, D, E.,
vus par-dessus.

le continuel changement de forme qu'ils subissent. Il a vu chacun d'eux formé de deux lobes, tantôt relevés l'un vers l'autre à se toucher, tantôt plus éloignés : « The anterior and posterior lobes of the organ are directed upward, so as more or less to face each other » (p. 53 et p. 46, fig. 7, d, e, f). De nombreuses observations sur le vivant nous ont montré que la forme la plus habituelle de l'organe nuchal est celle d'un biscuit à la cuillère dont les deux extrémités élargies sont très mobiles. Souvent, un enroulement inégal de ces deux lobes amène l'organe à ressembler à une oreille humaine. Un court pédoncule médian attache l'ensemble à la paroi du corps, sa base s'insère dans un léger repli du tégument (fig. 25, a, b, c, d, e). Les organes nucaux d'*Amphictene Souriei*, que nous avons pu examiner grâce à l'obligeance de M. FAUVEL, sont exactement semblables à ceux de *Lagis Koreni*. Les dessins de WATSON semblent indiquer que seules les extrémités sont ciliées; en fait, tout le pourtour de l'organe nuchal est également pourvu de cils, ainsi que nous l'avons vérifié sur le vivant et sur les coupes.

ETUDE HISTOLOGIQUE. — Le cerveau a la forme d'un arc semi-circulaire qui se continue latéralement et ventralement par le collier œsophagien. En aucun point du cordon nerveux ainsi constitué, on ne trouve de ganglion distinct ou même de renflement qui en décèlerait la trace : la section uniforme d'un bout à l'autre est à peu près cylindrique. Un

cortex mince de cellules nerveuses en constitue la partie superficielle; tout le reste est formé par des fibres et de la substance ponctuée : l'ensemble est parfaitement homogène d'une extrémité à l'autre. Dans ces conditions, il nous est difficile d'accepter le schéma que donne NILSSON (1912, p. 95, texte fig. 2, c) du cerveau des *Amphictenidæ*; car ici rien n'indique les trois paires de ganglions qu'il figure. Seules les insertions des différents nerfs sensoriels pourraient nous guider. Or, ainsi que le reconnaissent BINARD et JEENER (1928, p. 205, fig. 37), tous les nerfs partent du même point : nerfs de la membrane antérieure, des filaments tentaculaires, de l'organe nuchal et nerfs stomato-gastriques. Il n'y aurait donc, chez les *Amphictenidæ*, qu'un seul cerveau un peu développé qui serait probablement le cerveau moyen; les deux autres, antérieur et postérieur, ayant complètement disparu.

La structure histologique de l'organe nuchal a été décrite par NILSSON (p. 139 et fig. 35, pl. V). Comme elle ne diffère pas de celle que nous avons constamment rencontrée chez toutes les Polychètes, nous n'y reviendrons pas.

Amphictene auricoma est une espèce très voisine de *Lagis Koreni*. Au point de vue qui nous occupe, nous noterons seulement la situation un peu moins ventrale des organes nucaux de cette dernière, et leur forme assez différente. Chacun d'eux est constitué par une lame demi-circulaire en forme de tranchant de hache, dressé perpendiculairement au tégument. Ceci n'avait jamais été signalé, du moins à notre connaissance (fig. 24, D).

CONCLUSION. — Chez les *Amphictenidæ*, ce n'est pas la structure de l'organe nuchal qui est remarquable, mais sa position et sa forme extérieure.

Ainsi que nous l'indiquions précédemment, la position des organes nucaux a été déterminée par le mouvement de bascule subi par la partie antérieure tout entière. Le segment buccal entraîné vers l'avant a dépassé le prostomium et rabattu à la face ventrale les appendices qui s'y trouvaient : voile céphalique, organes nucaux. Les palées, dont les deux arcs couronnent la partie antérieure de l'Annélide, ne sont que les soies dorsales du second segment thoracique primitif.

Avec les *Sabellariidæ*, nous avons assisté à un pareil remaniement. Dans les deux cas, les organes nucaux ont glissé vers l'avant, puis dépassé la ligne médiane et se sont fixés à la face ventrale de l'Annélide. Il n'y a pas lieu de s'étonner de cette position; mais, pour la comprendre, il faut avoir suivi le processus qui les y a conduits.

Les organes nucaux d'*Amphictene auricoma*, et surtout de *Lagis Koreni*, ont une forme très spéciale. On pourrait les comparer aux épaulettes ciliées de *Pterosyllis formosa* (*Syllidæ*) et de *Notophyllum foliosum* (*Phyllodocidæ*), ou à la caroncule en chenille de *Notopygos megalops* (*Amphinomidæ*); nous pensons plutôt qu'il conviendrait de les rapprocher des organes nucaux érectiles, dont ils représenteraient une forme fixée à l'état de dévagination.

TEREBELLIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — DE QUATREFAGES (1850, pp. 329 et ss.; 1865, t. I, p. 80, et t. 2, pp. 344 et ss.) donne quelques renseignements sur le système nerveux des *Terebellidæ*, notant spécialement que « le cerveau est plus que bilobé; il est formé de deux ganglions bien distincts ». CLAPARÈDE (1868, pp. 385-404) décrit seulement l'extérieur de l'Annélide. STEEN (1882, fig. 10-11-12) représente des coupes de la chaîne ventrale. MARENZELLER (1884) et WIREN (1885) n'ont

rien d'intéressant à ce sujet. DE SAINT-JOSEPH (1894, 3^e part., p. 197) indique la place du cerveau; « au-dessous du sillon tentaculaire ». NILSON (1912, p. 96) s'intéresse aux homologues des appendices céphaliques, mais ne parle des organes nucaux. HESSLE (1917, p. 55-56) est le premier à en faire mention et à étudier les relations avec le cerveau. FAUVEL, dans sa faune de France (1927, p. 240), note que les « *Terebellidæ* ont des organes nucaux peu marqués ». BINARD et JEENER (1928, pp. 201 et ss., fig. 36, et pl. XI, fig. 28) décrivent le cerveau de *Terebella lapidaria*, mais sans s'occuper de l'organe nucal. Il reste donc à préciser bien des points sur l'organe nucal de *Terebellidæ*.

DESCRIPTION. — Dans cette famille, le prostomium est soudé au segment buccal, leur commune frontière se marquant par un repli plus ou moins accusé dans lequel se trouve l'organe nucal. Nos recherches ont porté sur *Amphitrite gracilis* (GRUBE), *Lanice conchilega* (PALLAS), *Polymnia nebulosa* (MONTAGU), *Polymnia nesidensis* (DELLE CHIAJE), *Nicolea venustula* (MONTAGU), *Thelepus setosus* (DE QUATREFAGES), *Thelepus cincinnatus* (FABRICIUS), *Polycirrus aurantiacus* GRUBE et *Terebellides Stroemi* SARS. Nous avons ainsi

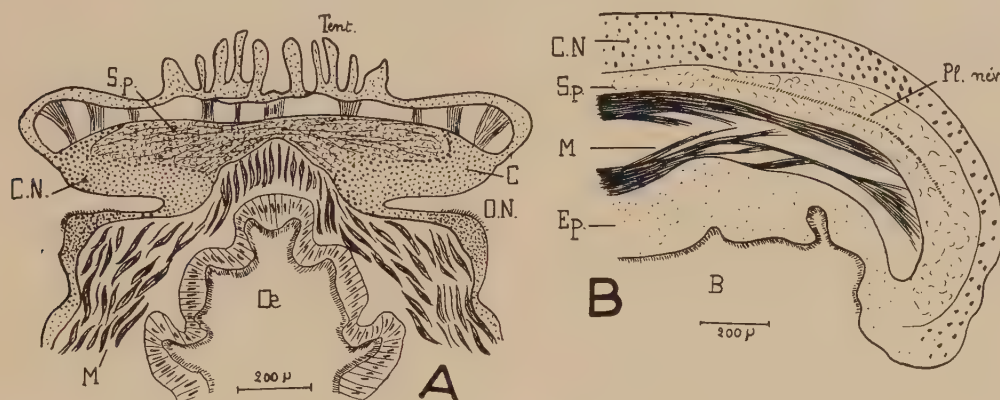


FIG. 26. — A. *Thelepus setosus*. Coupe frontale de la partie antérieure, figure semi-schématique. C. n., cellule nerveuse; S. p., substance ponctuée; Tent., tentacules. C., cerveau; O. N., organe nucal; E., œsophage; M., muscles. — B. *Terebella lapidaria*. Coupe transversale du cerveau, moitié droite. Figure schématisée. Pl. név., pseudo-plancher névrologique; Ep., épiderme; S. p., substance ponctuée; C. n., cellules nerveuses.

inventorié quatre des cinq sous-familles qui se partagent les *Terebellidæ*, seules les *Trichobranchinæ* nous ayant échappé. L'uniformité que nous avons constatée chez toutes ces formes nous permettra de faire un exposé rapide. Partant d'un type, le *Thelepus setosus*, que nous étudierons en détail, nous indiquerons ensuite les variantes qui se présentent chez les espèces voisines.

CERVEAU. — Nous emprunterons à HESSLE (1917, pp. 55-56) sa description du cerveau : « Le cerveau des Térébelliformes, écrit-il, est très concentré et réduit à une bande rubanée au-dessus du pharynx. La partie postérieure de cette bandelette correspond sûrement au cerveau postérieur des autres Polychètes. Cette manière de voir est confirmée parce que cette partie est en rapport avec les organes nucaux. On ne peut pas plus trouver de limites distinctes entre le cerveau antérieur et le cerveau moyen, qu'entre celui-ci et le cerveau postérieur ».

Tout ceci est exact; appliquons-le au cas particulier de *Thelepus setosus*. L'anneau nerveux a pratiquement le même diamètre d'une extrémité à l'autre; tout au plus peut-on

y déceler deux renflements, symétriques par rapport à la ligne médiane et indiquant deux ganglions latéraux qui se sont fusionnés au centre, à l'endroit où subsiste un isthme plus mince de substance nerveuse. Le collier œsophagien, que sa situation seule distingue du cerveau proprement dit, est d'un diamètre un peu inférieur. La structure interne est la même partout. Le cerveau arrive au contact de l'épiderme dorsal; ou plus exactement, il pénètre celui-ci de ses éléments et réduit les cellules épidermiques à couche très mince aplatie sous la cuticule. On aboutit ainsi à un tissu neuro-épithélial, très fréquent chez

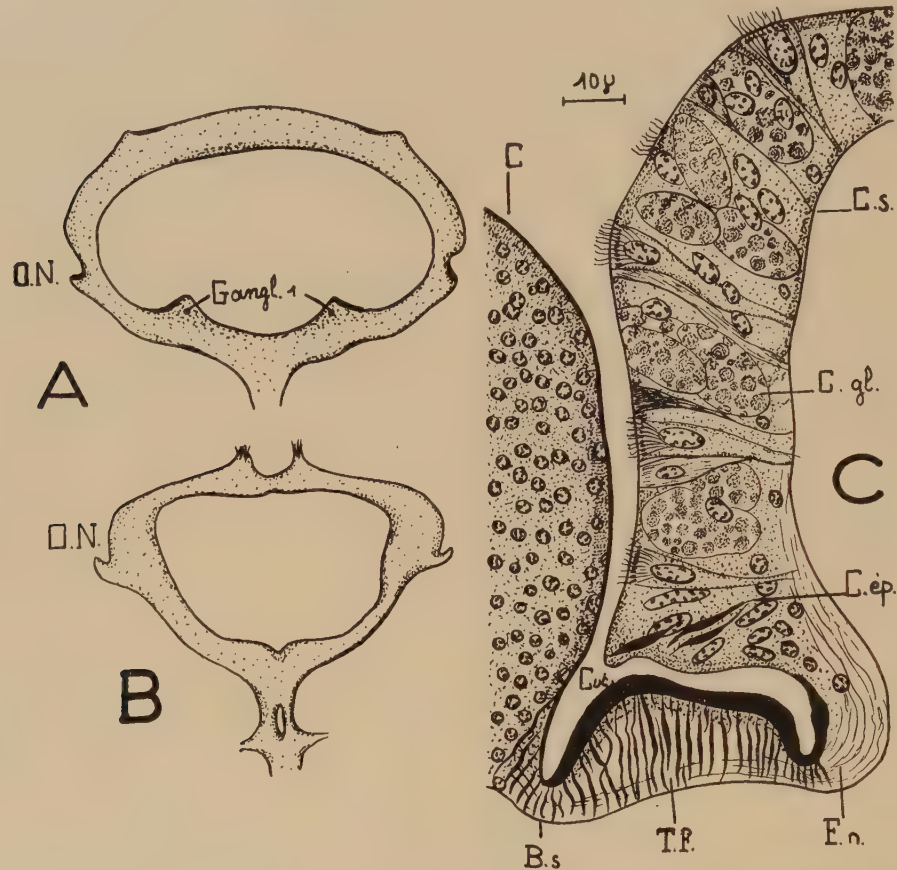


FIG. 27. — A. *Terebella lapidaria*. Figure schématique du cerveau. — B. *Lanice conchilega*. Figure schématique du cerveau. — C. *Lanice conchilega*. Coupe sagittale de l'organe nuchal. C., cerveau; C. s., cellule de soutien; C. gl., cellule glandulaire; C. ép., cellule nerveuse épidermique; F. n., fibre nerveuse; T. f., tonofibrilles; Bs., basale.

les Polychètes, mais qui atteint ici chez les *Terebellidæ* une grande extension (fig. 26, A). La substance ponctuée double intérieurement l'arc formé par les cellules nerveuses : elle s'étend uniformément d'une extrémité à l'autre. En son milieu, selon BINARD et JEENER (1928, pp. 203 et ss., et pl. XI, fig. 28), elle présente une « lame névroglie » séparant deux étages nerveux distincts. La région cérébrale serait ainsi constituée par deux masses fibrillaires en fer à cheval, superposées et intimement accolées. La partie antérieure correspondrait à la masse ventrale des autres Polychètes et la partie postérieure, supportant les organes nucaux, serait équivalente à la masse dorsale habituelle. Cette homologie est très séduisante, puisqu'elle permet de ramener le cerveau des *Terebellidæ* au type

normal. Nous ne pensons pas cependant qu'elle puisse être retenue. Car, d'une part, le « plancher névroglie » des auteurs précités est formé non par un tissu étranger à la masse nerveuse, mais par des fibrilles venant des cellules ganglionnaires du cortex et s'étalant en grand nombre à ce niveau; des deux côtés de cette ligne de démarcation, la substance ponctuée a exactement le même aspect, et d'autre part, si la masse postérieure formait une entité nerveuse autonome, on y trouverait des cellules nerveuses, comme il en existe à la partie supérieure. Or, il n'y en a pas trace. Nous considérons donc le cerveau de *Thelepus setosus* et des autres *Terebellidæ* comme formé par une seule masse nerveuse dans laquelle il n'y a pas lieu de chercher une partie dorsale et une partie ventrale actuellement discernables. On ne saurait non plus, ainsi que le remarquait HESSLE, compartimenter ce cerveau d'avant en arrière, en régions antérieure, moyenne et postérieure, répon-

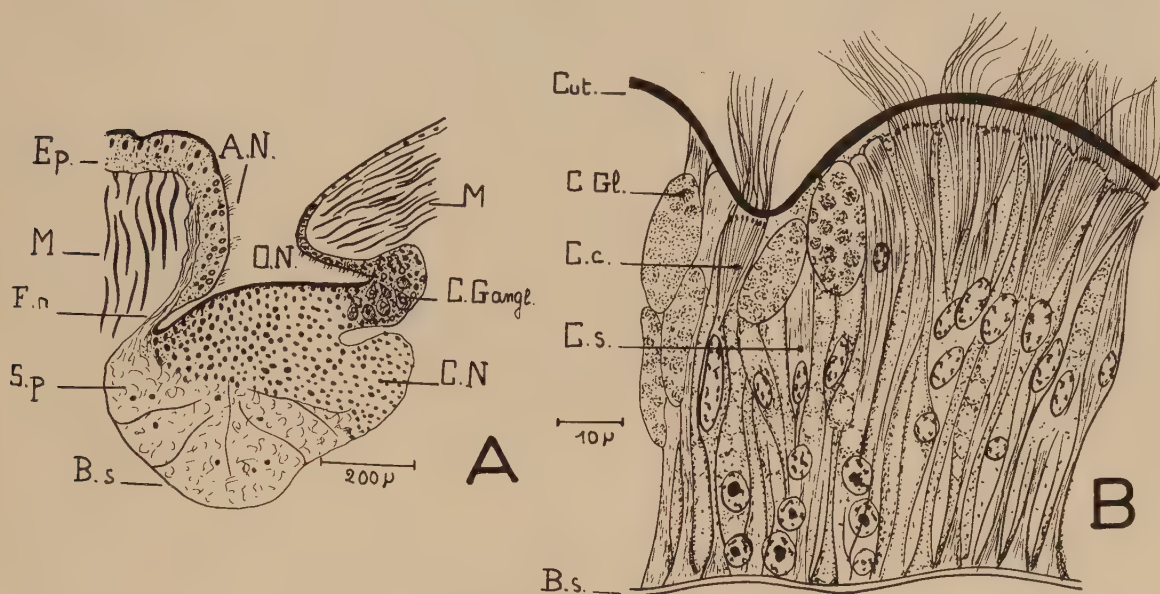


FIG. 28. — A. *Lanice conchilega*. Coupe sagittale du cerveau. Ep., épiderme; A. N., aire nucal; O. N., organe nucal; M., muscles; C. gangl., cellules ganglionnaires; C. n., cellule nerveuse; B.s., basale; S. p., substance ponctuée; F. n., fibres nerveuses. — B. *Nicolea venustula*. Coupe sagittale de l'organe nucal. Cut., cuticule; C. c., cellule ciliée; C. s., cellule de soutien.

dant aux territoires nettement distincts des Annélides Errantes. Il reste une masse unique, étroitement intriquée dans le tégument par toute sa région externe constituée des cellules nerveuses, mais bien séparée des tissus sous-jacents par une membrane de collagène continue qui limite la substance ponctuée. Tout du long de l'arc nerveux, on observe quelques cellules ganglionnaires, analogues à celles que nous avons vues constamment en rapport avec les organes nucaux.

Chez *Terebella lapidaria*, le cerveau est très semblable; il comporte un grand anneau péri-œsophagien avec deux encoches latérales nucales (fig. 95-96-97). Il englobe dans sa masse ventrale les deux premiers ganglions de la chaîne ventrale. La zone neuro-épidermique par laquelle se termine le cerveau du côté dorsal est bien développée. Elle s'interrompt vers l'arrière, en face de l'organe nucal dont la présence est marquée par un amas de grosses cellules ganglionnaires (fig. 98).

Lanice conchilega présente les mêmes caractéristiques quant à la forme de son cerveau (fig. 27, B) et à son histologie (fig. 28, A). Toutefois les deux premiers ganglions de la chaîne ventrale ne se trouvent pas ramenés en avant de la commissure œsophagienne comme chez *Terebella lapidaria*.

Amphitrite gracilis et *Terebellides Stroemi*, *Polymnia nebulosa*, *Polymnia nesidensis* et *Nicolea venustula* montrent des structures comparables. Les cerveaux de ces trois dernières espèces présentent en plus de grosses taches pigmentaires oculiformes, noyées dans la masse nerveuse dorsale.

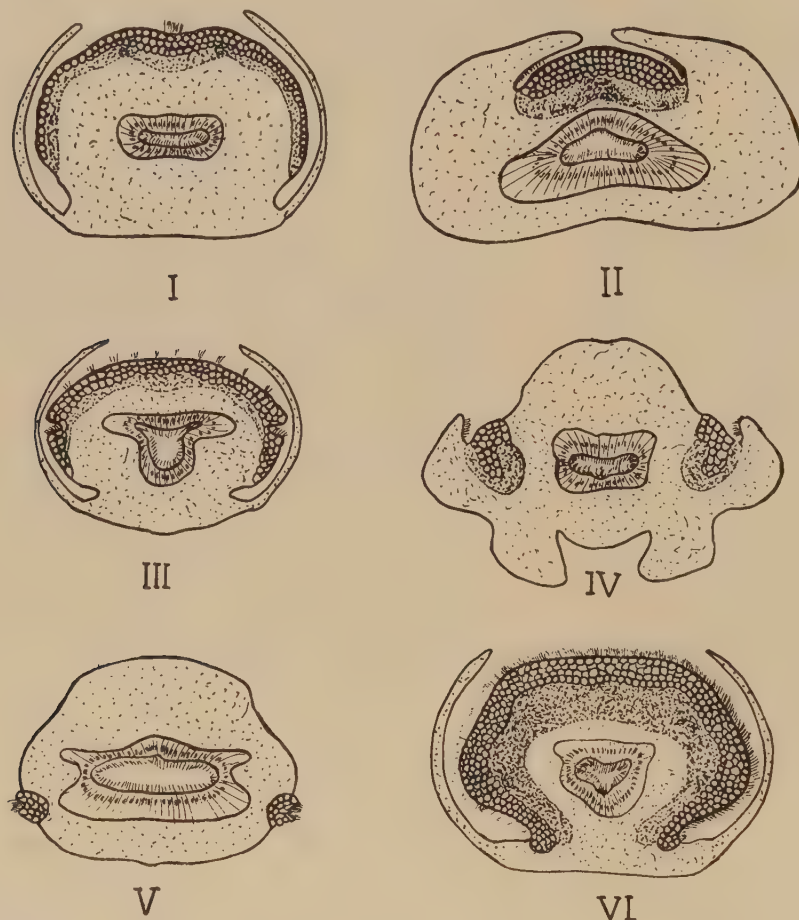


FIG. 29.
Situation des organes
nucaux
chez les *Terebellidæ*.
Figures schématiques.
I. *Nicolea venustula*.
II. *Lanice conchilega*.
III. *Polymnia nesidensis*.
IV. *Polycirrus
aurantiacus*.
V. *Terebella lapidaria*.
VI. *Thelepus setosus*.

ORGANES NUCAUX. — L'uniformité presque parfaite observée à propos du cerveau des *Terebellidæ* semblerait impliquer la similitude de leurs organes nucaux. En fait, ceux-ci ont beaucoup de points communs, mais aussi quelques différences notables. Leur situation générale est la même partout : ils se trouvent dans le repli qui sépare le lobe céphalique du segment buccal. Mais alors que *Thelepus setosus* présente dans ce repli une longue bande ciliée qui s'étale transversalement d'un bout à l'autre du cerveau, fusionnant en un seul deux organes habituellement distincts et plus ou moins éloignés l'un de l'autre (fig. 29, 6), *Nicolea venustula* n'a qu'un court massif cilié médian (fig. 29, 1) et tous les autres *Terebellidæ* s'en tiennent à la disposition typique, comprenant deux

organes séparés. *Lanice conchilega* a ainsi deux plages ciliées symétriques, assez près de la ligne dorsale (fig. 29, 2). Chez *Polycirrus aurantiacus*, elles sont plus latérales (fig. 29, 4), ainsi que chez *Polymnia nebulosa* (fig. 29, 3); mais cette dernière possède également une ligne discontinue de touffes ciliées qui vont d'un organe nucal à l'autre et constituent une aire nucale peu dense, mais étendue. *Terebella lapidaria*, réduite aux organes habituels, les porte presque à la face ventrale (fig. 29, 5). Enfin, *Amphitrite gracilis* et *Terebellides Stroemi* n'ont aucune trace de ces organes sensoriels.

Les *Terebellidæ* étaient considérés comme n'ayant pas d'organes nucaux. HESSLE (1917, pp. 55-56), après avoir décrit celui de *Thelepus setosus*, s'est cru autorisé à étendre à la famille entière ce qu'il avait vu dans cette espèce. Les quelques précisions données plus haut montrent les distinctions qu'il convient d'y introduire au sujet de la localisation. Celles que nous allons apporter maintenant montreront que la structure histologique n'est pas absolument identique chez tous. Ce qui ne varie pas, c'est le mode de connexion avec le cerveau. L'organe nucal de tous les *Terebellidæ* fait partie du cerveau lui-même: il est enchâssé dans la masse postérieure de celui-ci, si bien qu'il n'existe pas de nerf nucal, ni de ganglion nucal particulier. Au contact de l'organe sensoriel, on remarque toujours la présence d'un massif plus ou moins considérable de grosses cellules ganglionnaires dont RETZIUS (1895, p. 9) avait déjà signalé l'importance chez *Nereis*, et indiqué le rapport avec les cellules ciliées. Tous ces organes sont constitués : 1° de cellules ciliées du type habituel, avec leurs longs noyaux parsemés de chromatine, leurs racines ciliaires et les corpuscules basaux portant les cils qui traversent la cuticule; 2° de cellules de soutien plus ou moins nombreuses selon les cas; 3° de cellules glandulaires, en nombre très variable.

Chez *Thelepus setosus* et *Polycirrus aurantiacus*, la répartition de ces éléments est sensiblement uniforme. Chez *Polymnia nebulosa* et *Polymnia nesidensis*, on constate une grande abondance de cellules glandulaires qu'explique parfaitement l'allure du tegument voisin. L'organe nucal est en effet situé entre deux zones très différentes : l'une située à l'avant est nerveuse, c'est le cerveau, et l'autre à l'arrière est sécrétrice. La transition de l'une à l'autre se fait à travers l'organe nucal, par un passage d'ailleurs assez brusque. La partie tournée du côté du cerveau présente un caractère nerveux nettement prépondérant, tandis que l'autre extrémité est abondamment pénétrée de cellules sécrétrices. Et l'on voit là un nouvel exemple assez frappant de la manière dont s'est constitué l'organe nucal, aux dépens d'un épiderme qui s'est spécialisé en modifiant quelques-unes de ses cellules, mais en laissant aux autres leur caractère originel. Sur un espace beaucoup plus réduit, *Nicolea venustula* offre exactement le même aspect (fig. 28, B). *Lanice conchilega* présente une allure différente avec ses cellules ciliées détachées de distance en distance, séparées les unes des autres par les cellules de soutien et aussi par quelques cellules nerveuses épidermiques (fig. 27, C). Dans tous les cas et spécialement dans les derniers envisagés, la structure de l'organe nucal ne rappelle que de très loin les organes puissants, à forte densité d'éléments ciliés, que nous avons rencontrés chez les *Opheliidæ* ou les *Ariciidæ*, ou qui existent chez les Errantes. Elle marque indiscutablement une régression très nette de l'appareil nucal et passe insensiblement aux zones très peu spécialisées que nous avons appelées du nom d'aires nucales, chez *Polymnia nebulosa* et *Polymnia nesidensis*. Avec *Amphitrite gracilis* et *Terebellides Stroemi*, nous arrivons à des formes qui ont complètement perdu l'organe sensoriel. Le cerveau est absolument du même type que tous ceux que nous venons d'étudier. Comme

eux, il affleure le tégument, et sa partie postérieure possède la petite encoche dans laquelle nous avons trouvé les organes nucaux chez les autres *Terebellidæ*. Mais ici cette encoche est recouverte d'une cuticule nullement amincie, et les cellules qui la garnissent sont restées de simples éléments de soutien, tels qu'on en voit sur le reste du tégument : aucune cellule ciliée ne s'y est développée.

CONCLUSION. — Ainsi la famille des *Terebellidæ* présente, malgré son homogénéité d'ensemble, d'assez notables particularités en ce qui concerne les organes nucaux des différentes espèces. Un tableau général permettra d'en mieux juger.

SOUS-FAMILLE DES AMPHITRITINÆ :

Polymnia nebulosa et *P. nesidensis* : deux organes distincts exactement latéraux; une aire nucale en avant et en arrière des organes nucaux.

Terebella lapidaria : deux organes distincts presque ventraux.

Lanice conchilega : deux organes distincts à égale distance de l'axe médian et du bord ; une aire nucale en avant et en arrière des organes nucaux.

Nicolea venustula : deux organes fusionnés sur la ligne médiane dorsale; une aire nucale en avant et en arrière de l'organe nuchal.

Amphitrite gracilis : aucun organe nuchal.

SOUS-FAMILLE DES THELEPINÆ :

Thelepus setosus et *T. cincinnatus* : organes nucaux fusionnés en une gouttière transversale continue.

SOUS-FAMILLE DES POLYCIRRINÆ :

Polycirrus aurantiacus : deux organes nucaux distincts très petits, exactement latéraux.

SOUS-FAMILLE DES CANEPHORINÆ :

Terebellides Stroemi : aucun organe nuchal.

Comme on le voit, la répartition actuelle en sous-familles ne rend pas un compte exact de la complication plus ou moins grande des organes nucaux, chez les *Terebellidæ*. Cette répartition, basée sur d'autres caractères (uncini et branchies) qui sont beaucoup plus faciles à repérer que les très petits organes nucaux dont la plupart n'apparaissent que sur coupes, doit évidemment être conservée. Les *Thelepinæ* sont de tous les mieux pourvus, à cet égard; ils possèdent une longue gouttière dorsale, abondamment ciliée et allant d'un bord à l'autre de l'animal. Les *Amphitritinæ* viennent ensuite, avec un organe nuchal moins développé, mais accompagné d'une aire nucale chez *Lanice conchilega*, *Polymnia nebulosa*, *P. nesidensis* et *Nicolea venustula*. Cependant *Terebella lapidaria* n'a que l'organe nuchal et *Amphitrite gracilis* ne possède ni organe nuchal, ni aire nucale. Chez les *Polycirrinæ*, la réduction se poursuit : *Polycirrus aurantiacus* n'ayant qu'un très petit organe nuchal. Chez les *Canephorinæ*, *Terebellides Stroemi* n'a plus rien du tout.

La vie tubicole, qui est celle des *Terebellidæ*, a certainement influé sur cette régression très notable de l'organe nuchal, régression que nous avons particulièrement signalée chez les *Sabellariidæ* et les *Amphictenidæ*, et qui se manifeste d'autant plus que le régime sédentaire est mieux suivi. Nous ne croyons pas qu'il faille suivre BOHN (1906, p. 133) lorsqu'il écrit que, « contrairement à ce qu'on pense, les Térébelliens sont essentiellement errants », parce qu'ils quittent leur tube pour nager. Ils abandonnent

leur tube, c'est certain, mais seulement lorsqu'ils en sont chassés par une excitation venant du dehors et pour échapper à leurs ennemis. Nous savons très bien la rapidité du coup de bêche qu'il faut donner pour ramener sur le sable une *Lanice conchilega*, qui au premier ébranlement sérieux n'hésite pas à quitter son tube. Il n'en reste pas moins que, laissés à eux-mêmes, les *Terebellidæ* sont de vrais sédentaires, dont toute l'activité se borne à fouiller les alentours à l'aide de leurs longs tentacules.

Nous ne saurions dire pourquoi la régression s'est fait sentir davantage, chez l'une ou l'autre des espèces, car il serait difficile de fixer des degrés permettant de classer les différents *Terebellidæ* en sédentaires plus ou moins parfaits. L'étude de leur comportement ne nous aiderait guère, car ceux qui possèdent encore un organe nucal l'ont tout de même bien dégradé. Et d'ailleurs nous avons d'autres exemples d'organes dont la fonction est parfaitement connue, qui, manquant chez certains animaux, ne les frappent d'aucune infériorité par rapport à d'autres qui les possèdent. Nous pensons en ce moment aux otocystes dont quelques *Arenicolidæ* sont pourvus, et d'autres dépourvus, sans qu'on puisse voir aucune différence dans leur comportement.

Quoi qu'il en soit, la famille des *Terebellidæ*, comme celle des *Sabellidæ* que nous allons aborder, est un groupe où l'on peut voir la réduction progressive de l'organe nucal, jusqu'à sa disparition complète. Nous essayerons de l'intégrer dans le grand courant qui, partant des Errantes magnifiquement ornées d'organes sensitifs, aboutit aux Sédentaires les plus dégradées par leur immobilité.

SABELLIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — Les auteurs anciens n'ont apporté qu'une médiocre attention aux organes nucaux des *Sabellidæ*. De ce fait, ces organes très petits et accessibles aux seuls histologistes, leur ont échappé la plupart du temps. CLAPARÈDE note cependant que *Fabricia Armandi* (1864, p. 498 et pl. III, fig. 23) possède : « au-dessus de la collerette une rangée de cils vibratiles », mais il ne sait pas qu'il s'agit de l'organe nucal. De la même façon, il signale que chez *Branchiomma Köllikeri* CLAPARÈDE (= *B. vesiculosum*. MONTAGU) : « l'échancrure dorsale est plus profonde ». DE QUATREFAGES (1865, t. II, pp. 444 et ss.) ne s'attache qu'à la discrimination externe des diverses espèces. PRUVOT (1885, p. 109), dans son mémoire sur le système nerveux des Annélides, ne parle en aucun endroit des organes nucaux, mais il donne de bonnes descriptions du cerveau de *Sabella pavonina* (pl. XI, fig. 11, et pl. XVI, fig. 1) et de *Myxicola infundibulum* (pl. XVI, fig. 5 et 6) que nous utiliserons. BRUNOTTE (1888, pp. 30 et ss.) fait exactement de même pour *Branchiomma Köllikeri*. MEYER (1888) passe en revue les cerveaux des divers *Sabellidæ* (pp. 537 et ss.) qu'il trouve conformes aux descriptions antérieures. Il étudie ensuite les organes nucaux des *Serpulidæ* et prenant à son compte la théorie de PRUVOT, il apporte des arguments qui lui paraissent suffisants pour affirmer que chez ces Annélides, l'orifice du canal néphridien thoracique est l'homologue des organes nucaux des autres Polychètes. Ceci admis, il étend sa remarque aux *Sabellidæ*. Le seul fait que l'on trouve chez certains de ces derniers, des organes nucaux installés à côté de l'orifice de la néphridie, montre qu'il s'est fourvoyé. DE SAINT-JOSEPH (1894) signale, « entre les deux palpes et au-dessous de leur base, du côté qui regarde le dos, une dépression frontale qui simule un orifice » (p. 276). Mais la figure 281 g montre qu'il ne s'agit pas de l'organe nucal. RACOVITZA (1896, p. 258) cite les conclusions de PRUVOT et de MEYER, pour s'y rallier totalement. SOULIER (1901) n'intervient pas directement dans la question, mais donne des précisions sur l'histologie de l'épiderme de *Myxicola*, *Sabella*, *Spirographis* et *Branchiomma*, toutes choses intéressantes pour qui étudie l'épiderme sensitif qu'est l'organe nucal. Deux auteurs récents apportent des renseignements plus précis. JOHANSSON (1927) travaillant sur coupes *Euchone papillosa*, lui découvre un organe nucal, dont il ne donne

malheureusement que quelques microphotographies peu lisibles (pl. III, fig. 1; pl. IV, fig. 1-2). A son avis, *Sabella pavonina* et *Spirographis spallanzanii* n'auraient pas d'organe nucal, non plus que *Potamilla reniformis* (MULLER), *Branchiomma bombyx* (DALL) et *Hypsicomus phæotænia* (SCHM.). Nous ne serons que partiellement d'accord avec lui. Enfin BINARD et JEENER (1928, pp. 219 et ss.) sans dire expressément qu'ils parlent de l'organe nucal, signalent que, « à l'entrée de la dépression frontale et contre sa paroi sont disposés dans plusieurs formes, notamment chez *Sabella*, deux petits bourrelets dont la face tournée vers la ligne médiane présente des cellules à cils vibratiles. Ces appendices sont vraisemblablement sensoriels comme en témoigne leur innervation ».

Ainsi la littérature n'apporte que quelques éléments très dispersés et incomplets pour la connaissance des organes nucaux des *Sabellidæ*. La diversité des espèces de cette famille nous obligera à étudier un assez grand nombre de formes : *Jasminiera elegans* (DE SAINT-JOSEPH), *Chone infundibuliformis* KROYER, *Sabella pavonina* SAVIGNY, *Branchiomma vesiculosum* (MONTAGU), *Dasychone bombyx* (DALYELL) et *Potamilla reniformis* (O. F. MULLER). Nous pourrions cependant grouper les résultats de manière à restreindre la longueur de l'exposé.

CERVEAU. — Il convient tout d'abord d'écarter la confusion des auteurs anciens, pour lesquels les *Sabellidæ* ne constituaient qu'une simple tribu dans la grande famille des *Serpulidæ*. Ainsi, DE QUATREFAGES, PRUVOT et MEYER étudiant *Serpula* ou *Eupomatus* attribuaient ensuite aux vrais *Sabellidæ* ce qu'ils avaient noté pour ces premières espèces. DE QUATREFAGES (1850, p. 370 et pl. X, fig. 3) et PRUVOT (1885, p. 109 et pl. XI, fig. 11) travaillant sur *Sabella pavonina*; BRUNOTIE (1888, p. 30 et pl. II, fig. 37 et 47) sur *Branchiomma*; CLAPARÈDE (1873, p. 130 et pl. I, fig. 1 et 4) sur *Myxicola*; JOHANSSON (1927, p. 56, pl. IV, fig. 4) sur *Chone infundibuliformis*; BINARD et JEENER (1928, p. 221) sur *Sabella pavonina* et *Spirographis Spallanzanii* arrivent à des conclusions à peu près semblables pour ce qui est de la forme du cerveau des *Sabellidæ*. Celui-ci est constitué d'une bande transversale, analogue à celle des *Terebellidæ*; on y distingue de chaque côté un ou deux ganglions peu marqués. La difficulté serait très grande pour y reconnaître, selon la théorie de RACOVITZA, des cerveaux antérieur, moyen et postérieur. Cependant JOHANSSON (1927, p. 62) attribue à *Euchone papillosa* un cerveau postérieur innervant l'organe nucal. Par contre, il le dénie à *Sabella*, *Spirographis*, *Potamilla*, *Dasychone* et *Hypsicomus phæotænia*, ainsi que tout organe qui en aurait dépendu. Nous nous rallions à l'opinion de cet auteur, sauf en quelques points que nous préciserons à l'occasion de l'étude particulière des différentes espèces.

Chez les *Sabellidæ*, l'organe nucal, quand il existe, se trouve dans un léger repli situé à la base des pédoncules branchiaux; il est alors en relation avec la partie postérieure du cerveau.

Jasminiera elegans.

Jasminiera porte autour du lobe céphalique une collerette droite en forme d'entonnoir. Au fond de cet entonnoir, de chaque côté, à mi-hauteur du corps, se trouvent deux organes nucaux, en relation étroite avec le cerveau. Celui-ci est beaucoup plus condensé que ne le fait supposer la description générale. Il forme une masse peu étendue, coiffant l'oesophage de deux paires de ganglions symétriques. Le pourtour est constitué de cellules nerveuses dont les noyaux sont très rapprochés les uns des autres, tandis

que la masse interne ne comprend que de la substance ponctuée. A la partie postérieure, les cellules nerveuses ordinaires cèdent la place à un massif de grosses cellules ganglionnaires, du type de celles que nous avons constamment observées au contact de

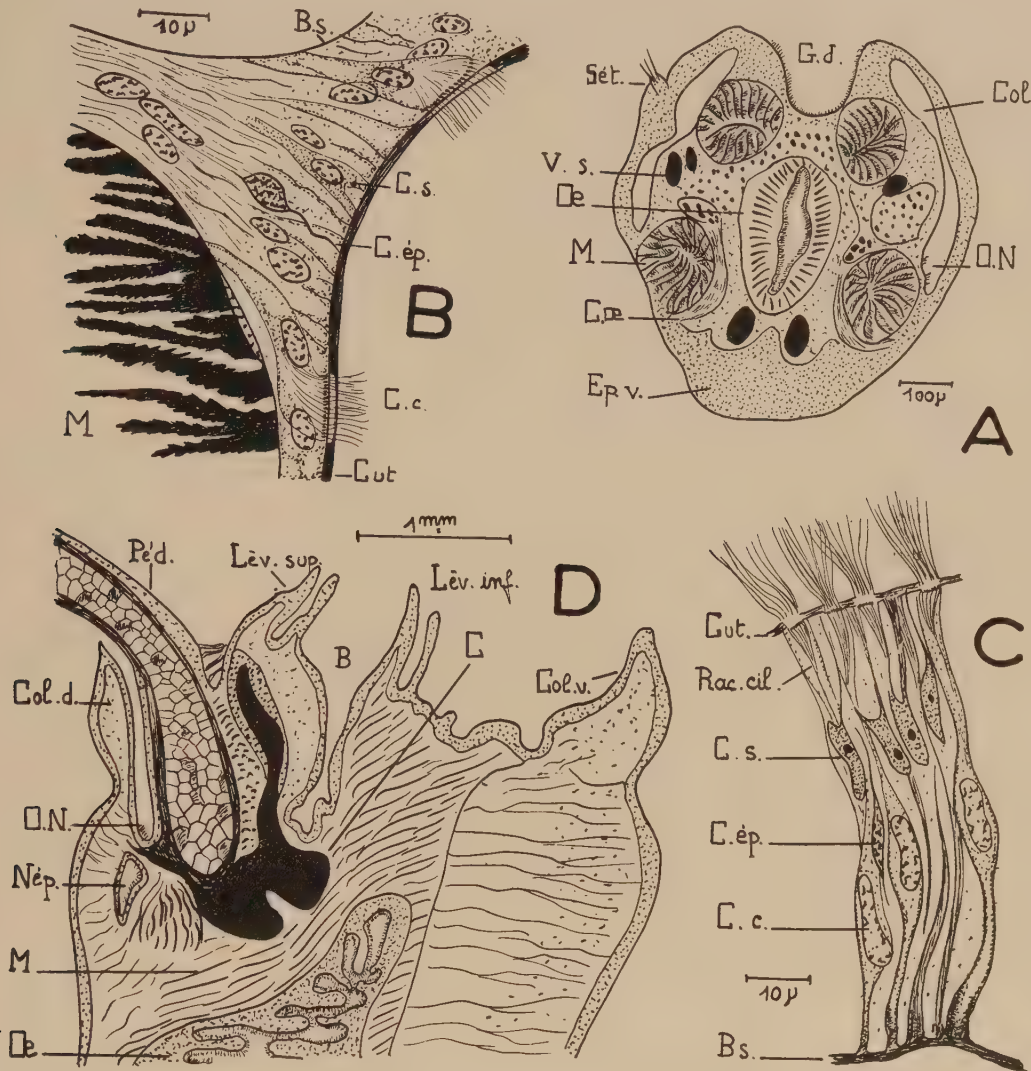


FIG. 30. — A. *Jasminiera elegans*. Coupe transversale de la partie antérieure, au niveau des organes nucaux. G. d., gouttière dorsale; Col., collerette; O. N., organe nuchal; Ep. v., épiderme ventral; C. æ., commissure œsophagienne; M., muscle; Œ., œsophage; V. s., vaisseaux sanguins; Sét., sétigère. — B. *Jasminiera elegans*. Coupe transversale de l'organe nuchal. Bs., basale; C. s., cellule de soutien; C. ép., cellule nerveuse épidermique; C. c., cellule ciliée; Cut., cuticule. — C. *Chone infundibulum*. Coupe sagittale de l'organe nuchal. Rac. cil., racine ciliaire; C. s., cellules de soutien. — D. *Sabella pavonina*. Coupe sagittale de la partie antérieure. Péd., pédoncule branchial; Lév. sup., lèvre supérieure; B., bouche; Lév. inf., lèvre inférieure; C., cerveau; Col. v., collerette ventrale; Col. d., collerette dorsale; Nép., néphridie.

l'organe nuchal. C'est d'ailleurs de ce massif de grosses cellules que partent les fibres qui effectivement se rendent à l'organe nuchal de *Jasminiera*. Toutefois il est difficile d'attribuer à cette région du cerveau une individualité marquée et de lui donner le

nom de cerveau postérieur; car à ce même niveau, se trouvent aussi deux taches oculaires, qui habituellement caractérisent le cerveau moyen. Il est possible qu'originellement il existait deux ganglions séparés, mais actuellement la fusion est complète et rien n'indique qu'il n'en ait pas été toujours ainsi. L'organe nuchal se trouve constituer un prolongement du cerveau lui-même plutôt qu'un élément distinct qui lui serait relié : les cellules qui l'innervent sont en effet situées profondément dans le cerveau et sur le trajet des fibres qui en émergent, aucun ganglion ne se voit. L'organe lui-même est formé : 1° De cellules ciliées, très peu nombreuses, étalant à travers la cuticule un large éventail de cils vibratiles (fig. 30, A, B). 2° De quelques cellules nerveuses épidermiques. 3° De nombreuses cellules de soutien, du type ordinaire. L'ensemble n'a pas les qualités d'un organe hautement différencié, puisque les cellules ciliées, quoique bien caractéristiques, y sont en petit nombre, et que l'élément dominant est formé par des cellules ordinaires d'un épiderme banal.

Chone infundibuliformis.

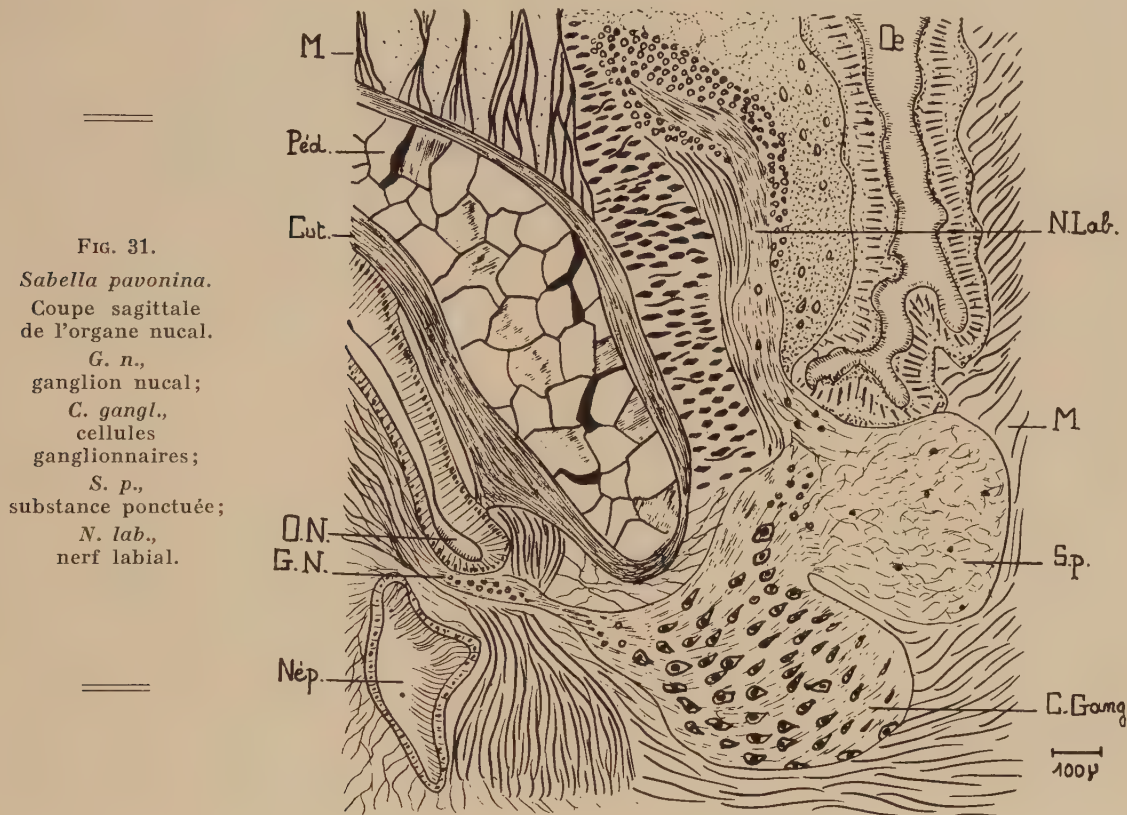
Le cerveau de cette espèce est comparable à celui de *Jasminiera elegans*. JOHANSSON note que le nerf nuchal y est peu développé. C'est en effet ce que l'on voit sur ses microphotographies (pl. III, fig. 1 et pl. IV, fig. 1) ainsi que sur nos coupes; l'organe nuchal est inséré directement sur le cerveau. Il se trouve à la base de la collerette et sensiblement entre la ligne médiane dorsale du corps et la partie latérale. Chaque organe forme un plateau cilié, s'incurvant légèrement à sa base, au-dessous de l'orifice impair des néphridies thoraciques, auprès duquel les deux organes droit et gauche viennent presque se réunir l'un à l'autre.

Les cellules qui le constituent sont du même type que celles de *Jasminiera*, mais présentent un caractère de spécificité plus poussé. Les cellules ciliées abondantes ont de grands noyaux allongés qui tranchent nettement sur ceux des cellules de soutien voisines. Celles-ci possèdent des noyaux de moindre dimension et offrent la particularité de présenter deux expansions terminales, tournées vers la cuticule. De là partent les fibrilles qui vont s'intriquer dans cette dernière (fig. 30, C). Il en résulte une allure très spéciale, que nous n'avons rencontrée chez aucune autre Annélide. Ceci est d'autant plus étonnant, que ces formes bifurquées ne se retrouvent qu'en fort petit nombre dans le reste de l'épiderme de *Chone infundibuliformis*. Ainsi l'organe nuchal de cette espèce présente des cellules beaucoup plus évoluées que celui de *Jasminiera elegans*, puisque non seulement les cellules ciliées y sont plus nombreuses, mais que les éléments de soutien y ont également une forme particulière. Le sens de cette dernière évolution nous échappe, à moins qu'on accepte de voir en cette cellule un terme de passage entre la cellule de soutien typique et la cellule ciliée ordinaire.

Sabella pavonina.

Il n'est pas utile de décrire le cerveau de *Sabella pavonina* puisque cette espèce a servi de type à PRUVOT (1885, p. 109) et que nous l'avons présentée comme donnant une idée exacte du cerveau des *Sabellidæ*. Il reste à discuter quelques interprétations des auteurs sur la signification de ses différentes parties. MEYER considère que chez

Spirographis Spallanzanii, forme très voisine, on pourrait trouver un cerveau postérieur, dans les racines postérieures du collier œsophagien : celles-ci auraient glissé sous la masse cervicale moyenne. JOHANSSON (1927, p. 63) qui rapporte cette opinion, ne la partage pas, en ce qui concerne *Sabella pavonina* chez laquelle il déclare ne point trouver trace du cerveau postérieur. Nous sommes de son avis, bien que nos coupes (fig. 30, D, et fig. 31) nous montrent, à cet endroit, un gros amas nerveux ayant tout à fait la structure habituelle des cerveaux postérieurs d'Annélides. La véritable difficulté est de séparer cette zone de reste du cerveau et de la délimiter exactement, ce que nous



ne pouvons pas faire, car rien ne nous le permet. Nous parlerons donc de la « partie postérieure du cerveau » et non du « cerveau postérieur ».

Par contre, là où JOHANSSON n'a pas vu d'organe nucal et où BINARD et JEENER (1928, p. 221) n'ont pas trouvé de nerf nucal individualisé : « Les bourrelets ciliés, écrivent-ils, ne reçoivent aucun nerf individualisé; les tractus nerveux se répartissant d'une façon homogène à tout le plafond de la dépression frontale », nous avons mis en évidence un nerf partant de la masse postérieure du cerveau, se renflant en un petit ganglion allongé et innervant une plage ciliée qui constitue l'organe nucal. Cet organe se trouve au fond du repli formé par la base du pédoncule branchial, du côté dorsal, à l'endroit où nous l'avons trouvé chez *Jasminiera* et *Chone*. Il est cependant plus étendu que chez ces dernières, car il embrasse toute la courbure dorsale des pédoncules,

s'interrompant seulement sur la ligne médiane de l'animal. Les grosses cellules ganglionnaires, qui constituent la partie postérieure du cerveau, lui envoient une grande quantité de fibres nerveuses, sur le trajet desquelles se trouve le ganglion que nous avons signalé.

Ainsi *Sabella pavonina* prend rang parmi les Polychètes possédant un organe nuchal. La structure histologique en est simple, car il ne comprend que des cellules ciliées et des cellules de soutien à peu près régulièrement alternées. Celles-ci étant du type normal, nous ne les décrivons pas.

Branchiomma vesiculosum.

Cette étude ne nous retiendra guère, car *Branchiomma vesiculosum* est absolument comparable à *Sabella pavonina* au point de vue du cerveau et l'organe nuchal. Qu'il nous suffise de noter que la discrimination entre le cerveau moyen et postérieur, serait ici encore plus difficile à faire, par suite de la présence de taches oculiformes en pleine masse cervicale, au contact immédiat du nerf nuchal. On sait, en effet, que typiquement les yeux sont portés par le cerveau moyen et l'organe nuchal par la partie postérieure du cerveau. De la base du nerf nuchal s'échappe un filet nerveux qui va s'accoler à l'orifice néphridien voisin. Cela prépare déjà à ce que nous verrons chez les *Serpulidæ*, chez lesquels ce dernier filament seul subsiste.

Dasychone bombyx et Potamilla reniformis.

Chez ces espèces, le cerveau comprend encore deux paires de ganglions symétriques formant un arc semi-circulaire, à la face dorsale de l'œsophage. Mais les ganglions ne sont pas aussi nettement individualisés que chez *Sabella* ou *Branchiomma*; ils fusionnent presque, de sorte que l'ensemble fait penser à la bande circulaire homogène que nous avons trouvée chez les *Terebellidæ*. La partie postérieure du cerveau est formée uniquement de petites cellules nerveuses périphériques et de substance ponctuée centrale. On n'y voit aucune grosse cellule ganglionnaire. De cette masse, il ne part pas de nerf se dirigeant vers le repli de la collerette où nous avons trouvé l'organe nuchal chez les espèces précédentes. Dans ce repli, l'épiderme est resté banal. Ainsi, nous atteignons avec *Dasychone* et *Potamilla*, des *Sabellidæ* qui ont perdu toute trace d'organe nuchal, bien que leur extérieur ou leur comportement ne les distinguent nullement de leurs voisins.

CONCLUSION. — La famille des *Sabellidæ* offre de sérieuses ressemblances avec celle des *Terebellidæ*. Dans les deux cas, il s'agit d'Annélides tubicoles qui, effectivement, mènent une vie sédentaire et nous constatons dans ces deux familles une réduction progressive de l'organe sensitif nuchal. Dans chacune d'elles, quelques espèces possèdent encore un organe nuchal bien marqué, quoique beaucoup moins différencié que ceux des groupes précédemment étudiés; quelques autres ayant franchi un pas de plus dans la dégradation due à leur vie sédentaire, n'en comportent pas. Il n'est nullement question d'expliquer ici pourquoi *Sabella pavonina* porte un organe nuchal, alors que *Dasychone*

Bombyx n'en a point; car nous ne savons pas s'il existe des degrés différents de régime sédentaire entre ces deux espèces. Nous nous trouvons seulement à un seuil qu'une espèce a franchi, tandis que l'autre est restée en deçà.

A vrai dire, l'organe nucal, organe sensitif gustatif comme nous le montrerons plus loin, ne doit pas être d'un grand secours aux *Sabellidæ*, car : 1° Celles-ci restent enfermées dans leur tube et n'en sortent jamais pour aller chercher leur nourriture, il est donc indifférent qu'elles repèrent ou non un effluve qui serait intéressant en soi. 2° Elles ne choisissent pas leur alimentation comme le peuvent faire les *Terebellidæ* qui, avec leurs tentacules attirent tel ou tel corpuscule. Chez les *Sabellidæ*, le mouvement des multiples cils vibratiles de leurs tentacules branchiaux assure seul la progression vers la bouche de tout ce qui flotte dans l'eau environnante. 3° Le fait que le sillon copragogue expulse les excréta au milieu du panache branchial, doit singulièrement brouiller leurs sensations olfactives et gustatives.

Quoi qu'il en soit, l'étude de cette famille nous aura montré en marche le processus de dégradation que subissent les organismes, lorsque renonçant à la vie active, ils se cantonnent dans une attitude de passivité.

SERPULIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — DE QUATREFAGES (1850, p. 371, et 1865, t. I, pp. 80 et ss.), CLAPARÈDE (1868, p. 162), ne donnent que des descriptions extérieures des différents *Serpulidæ*. DE SAINT-JOSEPH (1894, p. 333) note que le segment buccal est fusionné avec le premier sétigère et porte dorsalement l'orifice néphridien; ceci nous intéresse à cause des conclusions que plusieurs auteurs en tireront. PRUVOT (1885, p. 116 et pl. XVI, fig. 9-10) étudie le cerveau de *Serpula vermicularis*. L. MEYER (1888, p. 630) faisant l'embryologie de *Psygmodon Philippi* (= *Protula*, RISSO) croit y trouver la preuve de ce que PRUVOT avait énoncé dubitativement, concernant l'homologie des organes nucaux avec le canal néphridien impair des *Serpulidæ*. RACOVITZA (1896, p. 132) se rallie à cette opinion. SÖDERSTRÖM (1920, p. 131), JOHANSSON (1927, p. 51), BINARD et JEENER (1928, p. 226) la discutent et l'accueillent différemment ainsi que nous le verrons.

Aucun de ces auteurs n'a signalé d'organe nucal. Nous n'en avons pas trouvé non plus; mais le problème posé par MEYER mérite qu'on étudie la question de l'homologie possible qu'il a affirmée.

Homologie entre l'organe nucal et le canal néphridien impair des *Serpulidæ*.

Ainsi que PRUVOT l'a noté (1885, p. 116 et pl. XVI, fig. 9) le cerveau de *Serpula vermicularis* est formé « de 4 ganglions cérébroïdes se prolongeant en arrière par deux lobes volumineux qui enserrent l'extrémité supérieure des glandes thoraciques. » Et l'auteur émet l'idée que l'orifice du canal néphridien dorsal, pourrait bien être l'homologue des organes nucaux.

MEYER (1888, pp. 629-630 et pl. 23, fig. 11) constate aussi le fait et affirme l'homologie proposée par PRUVOT, en l'étendant à la famille entière des *Serpulidæ*, en même

temps qu'à celles des *Sabellidæ* et des *Sabellariidæ*. En effet, dit-il : 1° Dans ces trois familles, il n'y a pas d'organes nucaux. 2° A l'endroit où ils se forment habituellement, on trouve l'orifice des néphridies thoraciques. 3° Le nerf partant du cerveau postérieur et innervant l'organe nual chez les autres Polychètes, se rend ici à l'orifice néphridien. 4° Cet orifice est nettement céphalique, puisqu'il se forme sur la région préorale et ne se soude que secondairement au reste de la néphridie qui appartient au second segment.

RACOVITZA (1896, p. 258) et SÖDERSTRÖM (1920, p. 131) se rangent à cet avis, sans

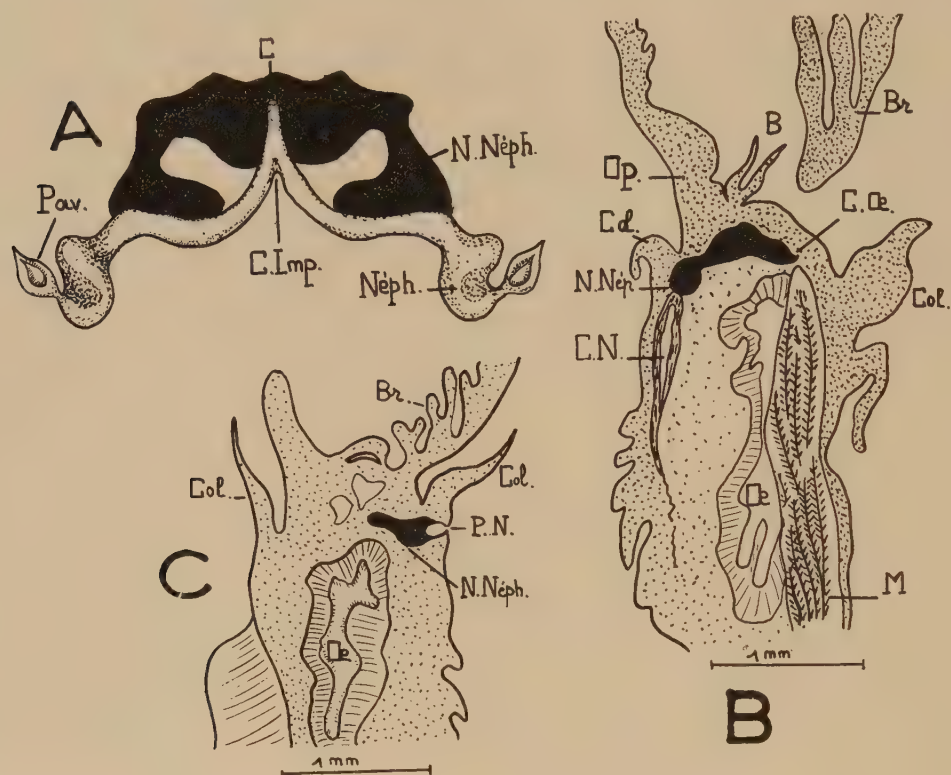


FIG. 32. — A. *Serpula vermicularis*. Figure schématique de la paire de néphridies thoraciques. C., cerveau; N. néph., nerf de la néphridie; C. imp., canal impair néphridien; Pav., pavillon cilié. — B. *Pomatoceros triqueter*. Coupe sagittale de la partie antérieure. Figure semi-schématique. B., bouche; Br., branchie; C. œ., commissure œsophagienne; Col., collerette; C. N., canal néphridien; Op., opercule. — C. *Mercierella enigmatica*. Coupe sagittale de la partie antérieure. Figure semi-schématique. P. N., pore néphritien; œ., œsophage.

fournir de nouvelles preuves. JOHANSSON (1927, p. 51) n'en est pas convaincu. Il déclare que malgré des recherches opiniâtres il n'a pas pu retrouver le gros nerf allant à l'origine de la néphridie thoracique : « habe ich trotz besonders eifrigen Suchens überhaupt nicht wiederfinden Können ». Cela vient de ce que chez *Serpula vermicularis* le canal commun impair ne reçoit effectivement aucun nerf; ce sont les deux canaux symétriques, venant chacun d'une néphridie latérale, qui sont innervés indépendamment l'un de l'autre, par les deux gros nerfs signalés par PRUVOT (fig. 32, A). Il n'est donc pas étonnant que JOHANSSON ne l'ait pas trouvé au contact de l'orifice. Par contre, chez

Pomatoceros triqueter L. (fig. 32, B) et *Mercierella enigmatica*. FAUVEL (fig. 32, C), ce nerf existe et s'applique contre le canal impair, autour du néphridiopore.

L'allure générale du cerveau donne, à qui vient d'étudier les organes nucaux dans toute la série des Annélidés Sédentaires, l'impression très nette qu'il faut y chercher des organes nucaux. Or ceux-ci n'existent pas, et à leur place se trouvent les néphridies thoraciques. Ceci nous orienterait vers les conclusions de MEYER.

Remarquons cependant que le premier argument de MEYER tombe à faux pour les deux familles des *Sabellidæ* et *Sabellariidæ* où nous avons montré que des organes nucaux coexistent avec l'orifice néphridien. Là, il n'y a certainement pas d'homologie. Voyons ensuite que les deux dernières preuves ne s'appliquent qu'à certains *Serpulidæ* comme *Mercierella enigmatica* et *Pomatoceros triqueter*, mais ne valent pas pour *Serpula vermicularis* chez qui l'orifice néphridien n'est pas innervé. La néphridie de cette dernière espèce reçoit, en effet, deux nerfs symétriques venant du cerveau, mais appliqués plus bas, à un endroit qui fait partie du second segment et non du prostomium. Il reste donc pour appuyer l'affirmation de l'auteur allemand, le second argument qui fait fond sur l'identité de position de l'orifice néphridien chez les *Serpulidæ* et des organes nucaux chez les autres Polychètes. Cela n'est pas suffisant pour établir l'homologie. Nous sommes ici en présence d'un simple déplacement d'organe, comme la céphalisation des Polychètes nous en a montré d'autres. La néphridie des *Serpulidæ* a changé de place, mais elle est restée néphridie tout comme l'organe nucal des *Terebellidæ* est resté lui-même en évoluant autour du corps de l'Annélide. Le mouvement subi par la néphridie a été double : 1° Il s'est produit un rapprochement des deux orifices distincts néphridiens, dans le sens transversal, rapprochement allant jusqu'à la fusion. 2° La remontée des deux orifices distincts s'est effectuée le long du canal copragogue, dans le sens longitudinal, jusqu'au prostomium. Cela s'est produit exactement de la même façon que s'est faite la fusion sur la ligne médiane des deux organes nucaux de *Thelepus setosus* ou de *Stylarioides plumosa*. Les deux séries d'organes ont évolué dans le même sens; mais de cette convergence de forme, il ne résulte nullement qu'ils soient homologues.

Dans la plupart des cas, ainsi que nous l'avons montré, leur innervation est différente; dans tous, la structure histologique est totalement dissemblable. Enfin, les fonctions de ces organes sont si éloignées l'une de l'autre, que cela devrait suffire à mettre en garde contre toute tentative de rapprochement. Si la partie postérieure du cerveau vient parfois innervé l'orifice d'une néphridie, comme chez *Mercierella enigmatica* et *Pomatoceros triqueter* et la plupart du temps un organe nucal, cela prouve, une fois de plus, que les zones sensibles déterminées dans le cerveau par RACOVITZA étaient trop étroites et ne valaient pas pour l'universalité des cas.

PRUVOT limitant ses observations à *Serpula vermicularis* et affirmant que les *Serpulidæ* ne possèdent pas d'organe nucal est resté dans le vrai. MEYER étudiant très soigneusement *Protula tubularia*, *Serpula vermicularis*, *Pomatoceros triqueter* et *Eupomatus uncinatus*, puis travaillant plus rapidement sur *Myxicola infundibulum*, *Spirographis Spallanzanii*, *Sabella pavonina*, *Branchiomma vesiculosum* et *Sabellaria alveolata* a étendu abusivement à ces dernières espèces les conclusions qu'il aurait dû appliquer seulement aux *Serpulidæ* et non aux *Sabellidæ* et aux *Sabellariidæ*.

Ceci montre l'utilité primordiale de la systématique qui, en délimitant des familles et des espèces bien nettement définies, permet un travail précis, qui sans elle ne serait que confusion.

OWENIIDÆ

BIBLIOGRAPHIE. — GRUBE (1846, p. 163, pl. V, fig. 2, et 1851, p. 77), sous le nom de *Ammocharis Ottonis*, GRUBE et MALMGREN (1867, p. 210, pl. XII, fig. 65) donnent quelques renseignements rapides sur *Owenia fusiformis* DELLE CHIAJE. DRASCHE (1886, p. 13) en fait une étude plus détaillée et note en particulier que le cerveau est en relation intime avec l'hypoderme. DE SAINT-JOSEPH (1898, p. 399) décrit abondamment cette espèce et remarque qu'elle tient : « à la fois des *Maldanidæ* et des *Serpulidæ* ». GILSON consacre trois mémoires à *Owenia fusiformis* (1893, p. 305; 1897, p. 406; 1898, p. 89 et ss.) et aboutit à la conclusion que cette Annélide porte le cachet d'une adaptation très poussée, qui la sépare des *Maldanidæ*, auxquels elle appartenait jusque-là. WATSON (1900, p. 251) lui découvre un pore céphalique cilié, qui n'est pas l'organe nucal. FAUVEL (1927, p. 203) la classe dans sa Faune de France, entre les *Maldanidæ* et les *Sabellariidæ*.

Aucun de ces auteurs n'a signalé l'organe nucal.

Owenia fusiformis.

Le système nerveux d'*Owenia fusiformis* est extrêmement réduit du fait de l'absence d'appareil sensitif. Il ressemble au cerveau des *Terebellidæ*, en étant encore plus simple : il ne comporte qu'un anneau parfaitement circulaire, sans trace d'aucun renflement indiquant la place de ganglions autrefois séparés. La partie dorsale habituellement renflée, est ici de même diamètre que le collier œsophagien qui lui fait suite.

Personne n'a jamais signalé d'organe nucal chez *Owenia*; nous l'y avons vainement cherché. Ne trouvant pas d'organe nucal, nous avons pensé qu'il y avait peut-être un rapprochement à faire avec les *Serpulidæ*, chez lesquels, d'après MEYER (1888, p. 630), l'orifice du canal néphridien a pris la place ordinairement occupée par l'organe nucal. DRASCHE qui a donné de très belles figures d'*Owenia* (1885, pl. I), GILSON, WATSON constatent que cette Annélide n'a pas de néphridies thoraciques et ne présente dans la partie abdominale, que de pseudo-néphridies. Nous n'avons pu que vérifier leurs conclusions et noter qu'il n'est pas étonnant, dès lors que le cerveau d'*Owenia* soit encore plus simple que celui des *Serpulidæ*. Il lui manque le bourrelet nerveux postérieur, qui chez *Serpula*, *Pomatoceros*, *Mercierella*, etc., aboutit à l'orifice néphridien dorsal.

Le cerveau porte les marques d'une dégradation très poussée. C'est à peine si on le distingue du reste de l'épiderme, dans lequel, il forme comme une enclave, d'ailleurs peu différenciée. Immédiatement sous la cuticule, se trouvent quelques cellules nerveuses, et dans la partie profonde une masse de substance ponctuée, compartimentée en de multiples loges par des travées de fibres émanées des cellules de soutien. Il ne saurait être question de décomposer ce cerveau en différents ganglions, car l'ensemble est parfaitement uniforme et ressemble beaucoup plus à un nerf de gros calibre, qu'à un ganglion même de petite dimension. Sans la présence de la substance ponctuée, on ne pourrait pas parler de cerveau, tant le nombre des cellules nerveuses est restreint. Le raccord avec l'épiderme voisin se fait par l'élimination progressive des cellules nerveuses et par la disparition du massif de substance ponctuée, au profit des cellules de soutien.

Ainsi, les *Oweniidæ*, par la réduction extrême de leur cerveau et la pauvreté de leurs organes céphaliques, ont franchi une étape de plus que les *Serpulidæ* sur le chemin de l'adaptation à la vie sédentaire, et nous serions tenté de les classer au dernier rang des Annélides Sédentaires, immédiatement après les *Serpulidæ*.

CONSTITUTION HISTOLOGIQUE DE L'ORGANE NUCAL

Nous avons considéré l'organe nucal de multiples Annélides, appartenant à presque toutes les familles des Polychètes Sédentaires. De cette étude, il résulte qu'il existe dans cet organe une grande diversité de détails s'alliant avec une uniformité parfaite de l'ensemble. L'unité se manifeste de trois manières : 1° Par la situation de l'organe nucal, à la partie dorsale et postérieure du prostomium, d'où son nom « d'organe nucal ». 2° Par les rapports constants de l'organe nucal avec le cerveau. 3° Par l'uniformité de sa structure histologique. Nous ne dirons rien de la situation morphologique de l'organe nucal, cette étude ayant été déjà faite plus haut.

Rapport de l'organe nucal avec le cerveau.

A maintes reprises nous avons eu l'occasion de critiquer la théorie de RACOVITZA (1896) attribuant au prostomium trois aires sensibles nettement délimitées, parmi lesquelles l'aire nucale qui serait toujours rattachée au cerveau postérieur. HAMAKER (1898), HEMPELMANN (1911), HOLMGREN (1916) et SCHARRER (1936) ont montré par l'étude attentive des commissures cervicales des Néréidiens que dans cette famille, l'examen rapide du cerveau pouvait amener à une fausse interprétation de l'innervation réelle de tel ou tel organe. Ce qui situe exactement un nerf, ce n'est pas son point d'émergence du cerveau, mais son origine ganglionnaire : le ganglion pouvant fort bien être situé dans une autre région du cerveau. C'est ce qui arrive pour l'organe nucal des Néréidiens. HANSTROM (1927) a vérifié également cela pour *Hermione hystrix* (*Aphroditidæ*), chez laquelle il a décrit un cerveau antérieur innervant en même temps les palpes et les organes nucaux, tandis que le cerveau postérieur donne naissance au système stomato-gastrique (*vide* BINARD et JEENER, 1928, p. 237). Nous n'avons pas fait les imprégnations argentiques qui nous auraient sans doute permis d'étendre ces constatations à bon nombre d'Annélides; mais, la technique que nous avons suivie est suffisante pour montrer que, chez les Polychètes Sédentaires, la théorie de RACOVITZA ne peut s'appliquer pour la raison bien simple que, dans nombre de cas, on trouve un organe nucal, mais aucune trace du cerveau postérieur. Ceci se vérifie, en particulier, pour les *Spionidæ*, les *Cirratulidæ*, les *Chloræmidæ*, les *Maldanidæ*, les *Sabellidæ*, les *Sabellariidæ* et les *Terebellidæ*.

Chez les *Capitellidæ*, la difficulté est d'un autre ordre, car si l'organe nucal reçoit bien un nerf venant de la partie postérieure du cerveau, il lui en arrive également un second issu de la partie antérieure.

Il n'y a guère que les *Ariciidæ*, les *Opheliidæ*, les *Arenicolidæ* et les *Ampharetidæ* qui semblent s'accorder avec la théorie de RACOVITZA; celle-ci n'étant plus universelle perd toute sa valeur. Nous n'avons pas les bases suffisantes pour la remplacer; mais, à défaut d'une théorie générale expliquant le cerveau des Annélides, nous pouvons donner à l'organe nucal un point de départ certain, en constatant qu'il se trouve toujours en rapport avec un amas de grosses cellules ganglionnaires du cerveau. Celles-ci sont situées

non pas toujours dans le « cerveau postérieur », puisque celui-ci est souvent indiscernable, mais le plus souvent dans la « partie postérieure » du cerveau. RETZIUS (1895, p. 9) avait découvert cette relation chez *Nereis diversicolor* et SÖDERSTRÖM (1920, p. 118) y attache une grande importance. Nous avons retrouvé leurs cellules ganglionnaires « Ganglienzellen » chez toutes les Annélides polychètes possédant un organe nual. Ce sont des cellules bipolaires qui envoient un fin prolongement cytoplasmique à travers tout l'organe nual, jusqu'à la cuticule.

Histologie de l'organe nual.

RACOVITZA avait établi, pour un certain nombre de Polychètes, que l'organe nual était une aire sensitive dont les cellules issues de l'épiderme s'étaient modifiées en vue de leur fonction sensorielle. Nous avons étendu ces constatations aux nombreuses espèces que nous avons étudiées. Les différents éléments que l'on trouve dans l'organe nual sont les suivants : 1° Des cellules ciliées. 2° Des cellules nerveuses épidermiques. 3° Des cellules de soutien. 4° Des cellules migratrices. 5° Des cellules glandulaires. Nous avons groupé dans un tableau les résultats de notre étude :

CONSTITUTION HISTOLOGIQUE DE L'ORGANE NUAL

Familles et espèces	C. ciliées	C. de soutien	C. nerv. ép.	C. gland.	C. migr.
ARICIIDÆ					
<i>Aricia foetida</i>	+	+	+	+	0
<i>Aricia Latreillii</i>	+	+	+	+	0
<i>Aricia Chevalieri</i>	+	+	+	+	0
<i>Scoloplos armiger</i>	+	+	+	+	+
SPIONIDÆ					
<i>Nerine foliosa</i>	+	+	Rares.	0	0
<i>Nerine cirratulus</i>	+	+	Rares.	0	0
<i>Scolecipis fuliginosa</i>	+	+	Rares.	0	0
CIRRATULIDÆ					
<i>Audouinia tentaculata</i>	+	+	0	+	0
<i>Cirratulus cirratus</i>	+	+	+	+	0
<i>Dodecaceria concharum</i>	+	+	0	0	0
CHLORAEMIDÆ					
<i>Stylarioides plumosa</i>	+	+	0	0	0
<i>Stylarioides monilifer</i>	+	+	0	0	+
OPHELIIDÆ					
<i>Travisia Forbesii</i>	+	+	+	0	0
<i>Ophelia bicornis</i>	+	+	+	+	0
<i>Ophelia neglecta</i>	+	+	+	+	0
<i>Polyophthalmus pictus</i>	+	+	0	0	0
SCALIBREGMIDÆ					
<i>Sclerocheilus minutus</i>	+	+	?	0	0
<i>Scalibregma inflatum</i>	+	+	+	0	0

CONSTITUTION HISTOLOGIQUE DE L'ORGANE NUCAL (suite).

Familles et espèces	C. ciliées	C. de soutien	C. nerv. ép.	C. gland.	C. migr.
CAPITELLIDÆ					
<i>Notomastus latericeus</i>	+	+	+	0	0
ARENICOLIDÆ					
<i>Arenicola marina</i>	+	+	+	+	0
<i>Arenicola ecaudata</i>	+	+	+	+	0
<i>Arenicola Grubii</i>	+	+	+	+	0
MALDANIDÆ					
<i>Leiochone clypeata</i>	+	+	+	0	0
<i>Johnstonia clymenoides</i>	+	+	+	0	+
<i>Petaloproctus terricola</i>	+	+	+	0	0
<i>Maldane Sarsi</i>	+	+	+	0	0
<i>Maldane glebifex</i>	+	+	+	0	0
SABELLARIIDÆ					
<i>Sabellaria alveolata</i>	+	+	0	0	0
AMPHARETIDÆ					
<i>Ampharete Grubei</i>	+	+	+	+	0
AMPHICTENIDÆ					
<i>Pectinaria Koreni</i>	+	+	+	0	0
TEREBELLIDÆ					
<i>Lanice conchilega</i>	+	+	+	+	0
<i>Terebella lapidaria</i>	+	+	0	0	0
<i>Thelepus setosus</i>	+	+	0	+	0
<i>Polymnia nebulosa</i>	+	+	0	0	0
<i>Polymnia nesidensis</i>	+	+	0	0	0
<i>Nicolea venustula</i>	+	+	0	+	0
SABELLIDÆ					
<i>Jasminiera elegans</i>	+	+	+	0	0
<i>Chone infundibuliformis</i>	+	+	+	0	0
<i>Sabella pavonina</i>	+	+	0	0	0
<i>Branchiomma vesiculosum</i>	+	+	0	0	0

CONSTITUTION HISTOLOGIQUE DE L'ORGANE DORSAL

Familles et espèces	C. ciliées	C. de soutien	C. nerv. ép.	C. gland.	C. migr.
ARICIIDÆ					
<i>Aricia fætida</i>	+	+	Rares.	+	0
<i>Aricia Latreillii</i>	+	+	Rares.	+	0
<i>Scoloplos armiger</i>	+	+	0	0	0
SPIONIDÆ					
<i>Scoletepis fuliginosa</i>	+	+	0	0	0

Ainsi l'organe nucal, entre une basale et une cuticule qui continuent celles de l'épiderme voisin, comporte des éléments essentiels qui sont les cellules ciliées, les cellules nerveuses épidermiques et les cellules de soutien, il présente aussi parfois des éléments accessoires : cellules glandulaires et cellules migratrices.

1° *Les cellules ciliées*, plus ou moins nombreuses selon les cas, mais toujours alignées entre elles, donnent à l'organe nucal sa physionomie, avec leurs grands noyaux allongés et leurs cils vibratiles traversant la cuticule, s'appuyant sur des racines ciliaires puissantes étalées en un faisceau conique. Leurs extrémités distales s'aplatissent sous la cuticule, tandis que leurs extrémités proximales s'intriquent dans la basale commune. Latéralement, elles reçoivent des fibres nerveuses venant des petites cellules nerveuses du cerveau. Ce sont des cellules sensibles.

2° *Les cellules nerveuses épidermiques* semblent parfois être absentes de l'organe nucal, ainsi qu'il apparaît dans le tableau récapitulatif. Chez les *Cirratulidæ*, *Chloræmidæ*, *Amphictenidæ*, *Sabellaria alveolata*, *Sabella pavonina*, *Branchiomma vesiculosum* et quelques autres, il n'existe en effet dans l'organe nucal que l'extrémité distale des cellules nerveuses épidermiques. Celles-ci, constituées d'un corps cellulaire prolongé par deux filaments cytoplasmiques opposés, sont des éléments bipolaires dont la masse principale peut se trouver dans l'organe nucal lui-même entre la basale et la cuticule, soit dans le cerveau où leur prolongement va se perdre dans la substance ponctuée. Lorsque le corps cellulaire et le noyau se trouvent dans le cerveau, ils sont habituellement volumineux et arrondis, tandis qu'on les voit beaucoup plus effilés lorsqu'ils se trouvent au contact des cellules ciliées de l'organe nucal. Il est probable qu'alors, ils subissent l'allongement et l'aplatissement latéral qui affectent toutes les cellules de l'organe nucal. L'extrémité proximale des cellules nerveuses épidermiques vient s'appliquer contre les parois latérales des cellules ciliées et arrivent jusqu'à la cuticule. Elles reçoivent peut-être directement les impressions extérieures ou, plus probablement, transmettent les sensations enregistrées par les cellules ciliées.

3° *Les cellules de soutien*, tendues elles aussi entre la cuticule et la basale, sont des cellules épidermiques à peine modifiées. Leur seule différenciation consiste en un allongement plus ou moins prononcé. Il leur arrive de présenter un peu toutes les formes possibles. Habituellement, elles sont prismatiques ou pyramidales ou en forme de massue; mais on en trouve également de forme cubique, et certaines d'entre elles émettent à leur extrémité distale un chevelu de menues racines ou deux ou trois brides qui pénètrent la cuticule et s'y fixent solidement (fig. 5, D). Ces ramifications sont tout à fait semblables aux tonofibrilles que signale DEFRETIN (1949, pl. I, fig. 6). Les cellules de soutien rendent la basale et la cuticule solidaires l'une de l'autre et en font un ensemble résistant.

4° *Les cellules glandulaires* sont assez peu nombreuses dans les organes nucaux. Elles s'y cantonnent d'ailleurs ordinairement sur les bords. Les *Ariciidæ*, les *Cirratulidæ*, les *Opheliidæ*, les *Arenicolidæ* et les *Terebellidæ* en possèdent un certain nombre qui présentent la structure habituelle des cellules de ce type. La plupart débouchent à l'extérieur par un pore creusé dans la cuticule, tandis que certaines semblent complètement fermées (*Ariciidæ*, fig. 4 et 5, C; *Ophelia bicornis*, fig. 16, B, et 17, C; *Arenicola marina*, fig. 20; *Sabellaria alveolata*, fig. 24, C).

5° *Les cellules migratrices*, découvertes par HALLER (1889) et décrites par RACOVITZA (1895 et 1896, p. 254), sont des cellules vagabondes, passées par diapédèse à travers la basale et achevant, dans l'organe nucal, la désagrégation de leurs éléments (cf. *Nerine foliosa*, fig. 8, B).

Ainsi la structure histologique de l'organe nucal, tout en rappelant celle de l'épiderme dont il provient, montre cependant très nettement la spécialisation sensitive qui s'y est produite.

SECONDE PARTIE

SIGNIFICATION DE L'ORGANE NUCAL

La caroncule chez les Annélides Polychètes.

Les prises de position de JEENER et de SÖDERSTRÖM, au sujet des organes dorsaux des Annélides, nous obligent à préciser d'abord ce qu'il faut entendre exactement par « caroncule ». Nous le ferons brièvement.

BIBLIOGRAPHIE. — Plusieurs auteurs ont abordé ce sujet : MAC INTOSH (1894, pp. 55-57); RACOVITZA (1894 et 1896, p. 261); MALAQUIN et DEHORNE (1907, p. 398); STORCH (1913, p. 918); SÖDERSTRÖM (1920, p. 117; 1923, 1930, p. 1); JEENER (1927, p. 119); BINARD et JEENER (1928, pp. 183-187); GUSTAFSON (1930, pp. 388 et ss.).

Suivant les auteurs, la caroncule représente des réalités assez différentes.

Selon MAC INTOSH, la caroncule d'*Euphrosyne* (*Amphinomidæ*) représenterait ou bien le prostomium tout entier, — ce qui est manifestement faux, — ou bien serait l'homologue de l'antenne impaire de *Spinther*. Nous référant à la figure d'une coupe du cerveau de cette Annélide donnée par RACOVITZA (1896, pl. III, fig. 24), nous n'hésitons pas à nous rallier à cette dernière opinion.

Pour MALAQUIN et DEHORNE, la caroncule est une branchie céphalique modifiée : « L'organe branchial, primitivement respiratoire, est modifié en un organe cirriforme adapté à une fonction sensitive dans les quatre segments antérieurs du corps de *Noto-pygus labiatus*. » GUSTAFSON trouve « cette assertion si absurde qu'il est inutile de la réfuter ».

RACOVITZA, étudiant les *Amphinomidæ*, constate que la caroncule volumineuse de ces Annélides porte, sur toute sa longueur, les cellules sensibles de l'organe nucal. Il arrive ainsi à identifier « caroncule » et « organe nucal ».

Cette interprétation est exacte pour les *Amphinomidæ*; mais se borner à une seule famille amène fatalement à n'envisager le problème que sous un angle restreint. Un inventaire rapide nous convaincra des différences qu'elle présente chez les quelques espèces qui la possèdent. Nous la trouvons parmi les Polychètes Errantes, chez presque tous les *Amphinomidæ* et probablement chez quelques *Phyllolocidæ*, *Syllidæ* et *Tomopteridæ*; parmi les Sédentaires, chez les *Spionidæ*, les *Disomidæ* et les *Chloræmidæ*. A la

suite de RACOVITZA, les *Amphinomidæ* ont été étudiés, à ce point de vue, par STORCH et surtout par GUSTAFSON. Ces deux auteurs ont montré l'exactitude de la description de RACOVITZA, et l'ont étendue à de multiples espèces; ils ont pensé aussi que son interprétation de la caroncule pouvait être modifiée. Entraîné par sa théorie des trois aires sensitives du cerveau des Annélides, RACOVITZA avait tenu à prouver que la caroncule était une dépendance du prostomium et il s'était donné beaucoup de mal pour expliquer qu'il en était ainsi chez *Eurythoë borealis* (SARS) et *Euphrosyne Audouini* (COSTA). Malgré les apparences contraires, disait-il; la caroncule ne recouvre les segments antérieurs, que par suite du tassement que ceux-ci ont subi, en contournant la bouche, mais elle fait partie du prostomium.

STORCH (1913, p. 918) a montré depuis que chez *Hermodice carunculata*, la caroncule soudée aux premiers segments leur appartient. GUSTAFSON (1930, p. 350) arrive aux mêmes conclusions pour *Paramphinoe pulchella*, *Pareurythoë japonica*, *Amphinoe rostrata*, *Chloëia fusca*, *Notopygos variabilis* et *Pherecardia striata*. L'opinion de SÖDERSTRÖM (1920, p. 117) qui estimait que la preuve irréfutable du rattachement des organes nucaux et par conséquent de la caroncule au prostomium n'avait jamais été donnée, s'en trouve donc renforcée, et celle de RACOVITZA doit être abandonnée.

Chez *Travisiopsis lobifera*, *T. Lanceolata*, *T. Levinseni* (famille des *Typhloscolecidae*), la caroncule, portée par le prostomium, est absolument indépendante des organes nucaux, qui s'étendent d'ailleurs beaucoup plus loin qu'elle sur les segments antérieurs (FAUVEL, 1923, p. 230, fig. 86, c, d, h).

Chez les *Phyllodoce* (*Phyllodoce laminosa*, *P. Lineata*, *P. bimaculata*) on rencontre fréquemment, à l'arrière du prostomium, un bouton occipital, qui ne saurait être homologué à un organe nucal, puisqu'il ne contient aucune cellule ciliée, mais qui, par contre, pourrait être rapproché d'une caroncule rudimentaire. Quelques coupes nous en ont convaincu : ce bouton, placé à l'endroit où se trouvent habituellement les caroncules, est constitué comme celles-ci, d'un renflement du tégument qui s'enrichit, à ce niveau, de cellules sécrétrices.

Pterosyllis formosa (*Syllidae*) et un grand nombre de *Tomopteridae* (FAUVEL, 1923, pp. 219 et ss.) possèdent à l'arrière du prostomium, deux épaulettes ciliées qui sont des organes nucaux, mais se rapprochent aussi, par leur situation, d'une caroncule. Nous n'en avons pas fait l'étude détaillée, aussi sans affirmer cette homologie, nous bornons-nous à signaler qu'elle pourrait bien exister.

Chez les Sédentaires nous avons reconnu des caroncules chez les trois espèces de *Spionidae* étudiées. *Nerine foliosa* en possède une assez courte qui n'a aucun contact avec les organes nucaux situés de part et d'autre. *Nerine cirratulus* et *Scolecopsis fuliginosa* ont la moitié de l'organe sensitif sur la caroncule, l'autre partie se continuant sur le tégument dorsal du 1^{er} segment. Selon BINARD et JEENER (1928, p. 181) la caroncule se prolongerait chez *Scolecopsis fuliginosa*, sur les 17 premiers segments. Il en serait de même chez *Laonice cirrata* et, à un moindre degré, chez la plupart des *Spionidae*. C'est, à notre avis, étendre beaucoup trop le sens du mot caroncule et surtout présumer de la solution d'un problème qui se pose à ce sujet. BINARD et JEENER supposent que la caroncule fait indubitablement partie du prostomium, qu'elle s'est étendue sur la partie antérieure du corps, et y a fait apparaître les organes dorsaux. C'est justement cela qui est en question et dont nous discuterons les termes dans un instant.

Flabelligera (*Chloræmidæ*) porte une courte caroncule nucale, que figurent les

mêmes BINARD et JEENER (1928, p. 187). *Pæcilochætus* (*Disomidæ*) présente une caroncule à trois lobes ressemblant aux épaulettes ciliées des *Pterosyllis formosa*, mais beaucoup plus longue.

Ainsi, dans la plupart des cas, la caroncule porte des organes nucaux. Elle le doit à sa situation, dans une aire sensitive, mais non à sa fonction même, puisque nous avons plusieurs exemples de caroncules privées de ces organes (*Nerine foliosa*, *Travi-siopsis*). Il n'en reste pas moins qu'elle représente une zone épidermique très riche en terminaisons nerveuses, zone qui s'est souvent dilatée et agrandie, augmentant ainsi sa capacité sensorielle. Or, au contact de ces éléments sensoriels, se trouvent des groupes importants de cellules glandulaires, par exemple chez *Eurythoë* étudiée par RACOVITZA, chez *Nerine foliosa*, *Nerine cirratulus* et *Scolecopsis fuliginosa* que nous avons décrits. Nous n'avons entrepris aucune expérimentation, à ce sujet, mais nous pensons que la sécrétion de ces glandes pourrait bien être déclanchée à la suite de sensations enregistrées par les cellules sensibles voisines.

Quant à la position de la caroncule, nous ne croyons pas qu'il existe un tel antagonisme entre le prostomium et les segments du corps, qu'il faille choisir obligatoirement entre les deux. Habituellement portée par le prostomium, la caroncule se trouve aussi sur les segments antérieurs, très spécialement chez les *Amphinomidæ*, où elle atteint son développement maximum. Elle s'est formée, en plein épiderme, d'une accumulation de cellules nerveuses et glandulaires. Cet afflux provoquant une saillie du tégument rend visible ainsi extérieurement, la spécialisation sensorielle qui s'est opérée là. Lorsque la dilatation est considérable, les muscles sous-jacents subissent un décollement et soutiennent d'un arc-musculaire plus ou moins puissant les tissus ainsi soulevés : c'est ce que nous avons constaté chez *Nerine cirratulus* en particulier.

Homologie des organes nucaux et des organes dorsaux, et origine de ces derniers.

Nous avons décrit, au début de notre travail, les organes dorsaux des *Ariciidæ* et des *Spionidæ*. Il n'est pas question de revenir sur leur structure, ni même sur l'homologie qu'ils présentent avec les organes nucaux. EISIG (1914), SÖDERSTRÖM (1920), JEENER (1927) avaient déjà remarqué que les uns et les autres avaient la même allure générale et recevaient du cerveau des nerfs identiques; ils en avaient conclu à l'homologie de ces deux formations. Nous avons montré, par l'étude histologique détaillée des uns et des autres, que cette opinion était pleinement fondée.

Il s'agit maintenant de déterminer le sens de l'évolution qui a présidé à leur distribution sur le corps de l'Annélide. JEENER prétend que les organes dorsaux sont une extension, sur les segments du corps, des organes nucaux portés par le prostomium; SÖDERSTRÖM soutient exactement l'inverse et croit que ce sont les organes dorsaux qui ont donné naissance aux organes nucaux. Rappelons d'abord les éléments sur lesquels nous discuterons. *Ariciidæ* et *Spionidæ* portent à la partie postérieure du prostomium une paire d'organes nucaux; en même temps, tous les *Ariciidæ* présentent, sur un grand nombre de leurs segments, une paire d'organes dorsaux; la plupart des *Spionidæ* en ont également une ou deux paires sur leurs segments antérieurs. Aucune autre famille de Polychètes ne présente actuellement d'organes dorsaux analogues.

ARGUMENTS DE JEENER. — Le problème n'est envisagé que pour les *Spionidæ*, à propos de *Scolecopsis fuliginosa* (1927, p. 119). JEENER écrit à son sujet : « Chez *Nerine* (= *Scolecopsis fuliginosa*. CLAP.), les lobes cérébraux postérieurs courent entre les deux bandelettes ciliées de chaque organe dorsal et se prolongent sur un grand nombre de segments. Les arguments, tirés de la structure et de la forme, me persuadent que les organes dorsaux des Spionidiens ne sont que des organes nucaux qui se sont étendus un peu plus loin vers l'arrière qu'ils ne le font chez les Amphinomides et que leur forme primitive est une bandelette ciliée continue commençant sur le prostomium, telle que SÖDERSTRÖM l'a décrite chez un grand nombre de Spionidiens. Ce sont donc des organes céphaliques, et il est impossible de les considérer, avec SÖDERSTRÖM, comme constitués primitivement par une série d'organes sensoriels disposés sur chacun des segments du tronc ». De là, BINARD et JEENER (1928, p. 183) concluent à la présence chez *Scolecopsis fuliginosa* d'une caroncule qui, partant du prostomium, s'étend sur les 18 premiers segments.

Disons tout de suite que la caroncule de *Scolecopsis* n'a pas l'extension que lui donnent ces auteurs. Venant du prostomium, elle s'arrête au premier segment, et tous les autres n'en portent aucune trace. Ils présentent la structure habituelle du tégument dorsal, sans autre particularité que la présence des organes dorsaux, dont il s'agit justement de déterminer l'origine et qui, par conséquent, ne peuvent en aucune manière, nous renseigner à ce sujet. Comme lien entre ces différents segments, il n'y a que la continuité des filets nerveux qui leur viennent du cerveau. A considérer seulement l'espèce *Scolecopsis fuliginosa*, la solution ne saurait être trouvée; car tandis que l'innervation semble apporter une preuve solide à la théorie de JEENER, la situation métamérique des organes dorsaux fournit un argument absolument contraire. JEENER s'est tiré de cette apparente contradiction, en considérant que l'apparition métamérique des organes dorsaux entraînait pour lui l'obligation d'ajouter deux bandes nerveuses supplémentaires au tronc des Annélides. « Ainsi, dit-il, le schéma du système nerveux du tronc comprendrait six bandes longitudinales au lieu de quatre » (p. 119). Ceci n'étant pas acceptable, puisque nulle part on n'en trouve de trace chez les Annélides, il fallait rejeter l'origine segmentaire des organes dorsaux et rattacher ceux-ci au cerveau. C'est ce qu'il a fait en les plaçant sur une caroncule céphalique. Ce sont donc des considérations théoriques, issues du système de LAMEERE, qui ont amené JEENER à cette position.

ARGUMENTS DE SÖDERSTRÖM. — SÖDERSTRÖM a donné plus d'extension au problème. Lorsqu'on veut étudier l'évolution d'un organe, écrit-il, il faut le considérer dans le groupe le plus primitif et de là, le suivre dans les groupes plus évolués. Or la famille des *Spionidæ* est très primitive. Qu'y trouve-t-on ? Des formes ayant sur un grand nombre de segments, une ou deux paires d'organes dorsaux, nettement métamériques, allant jusqu'au prostomium; d'autres, présentant une fusion plus ou moins complète de ces organes; certains enfin, ayant subi une réduction partielle ou même totale ne laissant subsister que la partie antérieure, sous forme d'organe nucal. Dans les familles voisines, on ne retrouve plus que l'organe nucal seul; chez quelques-unes, comme les *Serpulidæ* et les *Hermellidæ*, il a même disparu (1920, p. 131). Les organes dorsaux métamériques rencontrés chez ces *Spionidæ*, comme ceux que l'on trouve chez les *Ariciidæ*, doivent ainsi être considérés comme un type primitif d'organe nucal. Dans ces

familles, certaines espèces représentent les tout premiers termes de la série : ce sont celles qui ont encore des organes métamériques sur un grand nombre de segments, ainsi sont *Scolecopsis* et *Spio*. Le plan évolutif est donc bien visible et l'on repère tous les jalons dans la seule famille des *Spionidae* : partant de *Scolecopsis fuliginosa*, avec ses 17 rangées de 4 bandes métamériques, on passe à *Spio filicornis* qui n'en a plus que 9; puis à *Polydora caeca* qui n'en comprend que 5, pour aboutir à *Nerine foliosa* pourvu des seuls organes nucaux. (SÖDERSTRÖM, 1930, p. 7 : tableau schématique de la réduction des organes des sens).

Les organes dorsaux et les organes nucaux, qui ne sont pour SÖDERSTRÖM qu'une seule et même chose, sont donc d'origine métamérique. Les Annélides primitives les portaient sur chacun de leurs segments; ces organes soudés secondairement, se sont restreints à la partie antérieure du corps et ont acquis des rapports de plus en plus intimes avec le cerveau, par suite de la céphalisation. Voici ce qu'en écrit l'auteur (1920, p. 119) : « Das Nuchalorgan gehört also nach meiner Auffassung nicht zum Prostomium, sondern zu den Körpersegmenten und ist früher nicht ein, sondern mehrere Sinneorgane gewesen, die segmental angeordnet waren. Durch Reduktion und Zusammenschmelzung hat sich dieses Organ auf den vorderen Teil des Körpers beschränkt und ist durch den Prozess, den wir Kephalisation nennen, in immer intimeren Zusammenhang mit dem hintern Teil des Gehirnganglions gekommen. »

ETUDE CRITIQUE. — On pourrait essayer de retourner contre SÖDERSTRÖM son propre argument : il suffirait pour cela de parcourir la série évolutive en sens inverse. Partant de *Nerine foliosa*, avec ses seuls organes nucaux, on arriverait à *Laonice cirrata* qui possède deux lignes continues, étalées sur une trentaine de segments et à *Scolecopsis fuliginosa*, dont les bandes ciliées se sont fractionnées sur chacun des 17 premiers sétigères et l'on reviendrait à la théorie de JEENER. En soi, le passage est aussi facile dans un sens que dans l'autre ; mais en fait, diverses raisons tendent à prouver que l'évolution a dû se faire comme l'indique SÖDERSTRÖM. Cela est d'abord plus conforme à ce que l'on sait déjà des Annélides Polychètes, chez lesquelles on constate souvent la fusion d'organes métamériques, surtout dans la partie antérieure, et jamais le phénomène inverse.

Prenons, par exemple, le cas des néphridies. Toujours segmentaires chez les Errantes, unanimement considérées comme plus primitives, elles deviennent plus ou moins fusionnées chez les Sédentaires; surtout les plus évoluées comme les *Terebellidae* (*Lanice*, *Loimia*) et les *Sabellidae* (*Spirographis*), ainsi que le note FAUVEL (Traité de Zoologie de GRASSE). Prenons même l'ensemble des segments antérieurs, qui par leur coalescence donnent le prostomium. Ceci se rencontre déjà chez les Errantes carnassières, les plus primitives de toutes : chez *Perinereis cultrifera*, qui porte au niveau de la paire postérieure des cirres tentaculaires, deux petits acicules, vestiges irrécusables du sétigère larvaire. Chez *Platynereis Dumerilii*, LANGERHANS (1880, p. 281) a montré que le segment buccal de l'adulte résulte de la fusion du segment buccal larvaire et du 1^{er} sétigère larvaire qui perd ses soies et dont les cirres deviennent les 3^e et 4^e paires de cirres tentaculaires. HEMPELMAN (1910) l'a confirmé; HERPIN (1925) l'a vérifié chez *Perinereis Marionii* (p. 78), *Nereis caudata* (p. 123). Chez les Sédentaires, le même phénomène se constate. EISIG (1914, p. 160) le signale, en particulier chez *Aricia fætida* dont les larves présentent un segment buccal pourvu de parapodes et de soies. Ainsi,

sans être absolument général, ce processus de fusion d'organes métamériques est suffisamment fréquent chez les Annélides pour qu'on puisse le dire habituel; par contre, ainsi que nous le notions, le processus inverse n'a jamais été mis en évidence.

Notre meilleur argument nous sera fourni par la famille des *Amphinomidæ*. Sur les volumineuses caroncules que portent la plupart des espèces de cette famille, se trouvent des lignes ciliées plus ou moins sinueuses, considérées comme des organes nucaux. Or, nous le disions un peu plus haut, STORCH et GUSTAFSON ont montré que ces caroncules appartiennent non au prostomium, mais aux premiers segments. La frange ciliée portée par les premiers segments, doit donc être regardée comme une production de ceux-ci, donc comme métamérique ou autrement dit comme un « organe dorsal ». La fusion qui s'est faite secondairement entre ces organes dorsaux n'empêche pas leur origine métamérique. Il se trouve que l'appellation « d'organe nuczal » a été donnée à ces productions; nous acceptons de leur conserver ce nom, à condition qu'on se souvienne de leur origine métamérique indiscutable. Voilà un cas, où l'organe nuczal fait partie du corps de l'Annélide, et n'a contracté de rapport avec le prostomium, que secondairement. C'est exactement l'énoncé de notre thèse, que nous trouvons inscrit dans les faits: nous ne saurions apporter de meilleure preuve pour celle-ci.

SÖDERSTRÖM fait également appel à l'embryogénie pour renforcer sa position. Il lui semble que la larve trochophore n'a pas été utilisée à fond pour expliquer la formation des Polychètes. Selon lui (1920, p. 180), il conviendrait de repousser très en avant la limite entre le soma et le prostomium. Le soma (corps) comprendrait le prototroche, les organes nucaux et les somites. Le développement de l'Annélide se faisant par la multiplication de ce segment-type, on expliquerait ainsi très facilement l'apparition de tous les organes métamériques: parapodes, néphridies, organes dorsaux et latéraux. Cet argument, d'ordre purement théorique, demande à être appuyé par des faits. Nous n'en voyons qu'un seul: celui que rapporte HANSTROM (1928) lorsqu'il annonce qu'il existe, en avant et en arrière du prototroche de la larve, une bande nerveuse. Ainsi serait expliquée la présence des trois rangées nerveuses que l'on constate dans chaque segment de l'Annélide (KUKENTHAL, VII, p. 54).

Nous pensons donc que les Polychètes primitives possédaient des organes sensitifs dorsaux métamériques sur tous leurs segments; que par la suite, ces organes se sont soudés les uns aux autres chez certaines espèces et ont subi une forte régression à la suite de l'importance primordiale prise par le premier d'entre eux fixé sur le prostomium. Chez de nombreuses espèces, une paire unique d'organes dorsaux a subsisté, en raison de sa proximité avec le cerveau, ce sont les organes nucaux, qui ont pris une grande importance; chez d'autres, amoindries par la vie sédentaire, ces organes ont même disparu (*Serpulidæ*). Entre ces extrêmes, subsistent deux groupes-témoins, les *Ariciidæ* et les *Spionidæ* dont l'étude a jeté quelque clarté sur ce problème. Ces groupes n'ont pas achevé leur évolution, comme l'indique la dégradation progressive que l'on remarque dans les organes dorsaux de *Scolecopsis fuliginosa*, dont les dernières paires sont très petites, presque disparues, tandis que les plus proches de l'organe nuczal sont pratiquement de la même taille que lui. La régression se fait de l'arrière vers l'avant, comme nous l'avons supposé dans notre explication générale.

CONCLUSION. — SÖDERSTRÖM (1920, p. 119) unit sous un même vocable ce que nous appelons « organes nucaux » et « organes dorsaux », et propose de les nommer tous

« organes dorsaux ». Il rejette le nom d'organe nucal parce que celui-ci est mal choisi pour l'ensemble des Polychètes. Ce nom est particulièrement contre-indiqué, dit-il, pour *Scolecipis fuliginosa* et *Scoloplos armiger*, car il dispose naturellement à une erreur d'interprétation. Faisons remarquer seulement, que le nom d'organe dorsal donné à tous serait encore plus défectueux. Il ne conviendrait guère pour désigner la paire antérieure des organes sensitifs (anciens organes nucaux) de la plupart des *Ariciidae* qui est plutôt « latérale » que « dorsale »; et il ne conviendrait pas du tout, si l'on essayait de l'appliquer à *Pectinaria* ou *Sabellaria* chez lesquelles elle est « ventrale ». Aussi, préférons-nous conserver la dualité des appellations, gardant le nom « d'organes dorsaux » pour désigner les organes métamériques que l'on trouve sur la paroi dorsale des *Ariciidae* et des *Spionidae* et celui « d'organes nucaux » pour caractériser ceux que la plupart des Polychètes portent effectivement à la partie postérieure de leur prostomium.

SÖDERSTRÖM (1923, p. 338) estime que les organes dorsaux des *Spionidae* sont des organes de « recherche » servant aux Annélides, lors de la reproduction. Ainsi, chez *Pygospio elegans*, le mâle seul en possède; et chez d'autres espèces où les deux sexes ont un équipement semblable, l'achèvement de ces organes s'opère au moment de la maturité sexuelle.

Cette hypothèse est vraisemblable, mais ne pourrait être vérifiée que par des expériences très difficiles à conduire et que nous n'avons pas entreprises.

Homologie de l'organe nucal et de l'organe latéral.

Nous avons constaté que les organes nucaux existaient pratiquement, sinon chez chaque espèce d'Annélides Sédentaires, du moins dans toutes les familles, sauf les *Oweniidae* et les *Serpulidae*. En même temps, nous avons signalé d'autres organes ciliés, les organes latéraux, que portent les *Ariciidae*, les *Spionidae*, les *Scalibregmidae*, les *Opheliidae*, les *Capitellidae*, les *Disomidae*, les *Amphictenidae*, les *Ampharetidae*; en somme, la sous-classe entière des Polychètes Sédentaires; si l'on excepte ses formes les plus évoluées comme les *Terebellidae*, les *Sabellidae* et les *Serpulidae*. Divers auteurs ont songé à rapprocher ces deux sortes d'organes. NILSSON (1912) s'inspirant de la théorie de RACOVITZA sur les trois aires cervicales et considérant chacune d'elles comme résultant de la transformation d'un organe latéral, opte pour l'homologie des organes nucaux et latéraux. A chaque organe latéral du tronc flanqué de son ganglion, correspond dans le lobe céphalique une aire sensitive et son ganglion qui entre dans la constitution du cerveau. NILSSON s'appuyait sur l'analogie histologique qu'il avait cru déceler chez ces deux types d'organes. HOLMGREN (1916) est absolument du même avis. Or JEENER (1927) et BINARD et JEENER (1928, pp. 233 et ss.) ont montré que les deux structures histologiques étaient différentes. Nous avons confirmé ces vues par l'étude de *Travisia Forbesii* (fig. 16 A), de *Nerine cirratulus* (fig. 11, E), de *Nerine foliosa*, de *Scolecipis fuliginosa* (fig. 11, D), de *Aricia foetida*, de *Aricia Latreillii* (fig. 7, C), et de *Scoloplos armiger* (fig. 7, A). Il ne reste donc rien qui puisse justifier l'homologie proclamée par NILSSON. EISIG (1879) dont l'excellent travail sur les *Capitellidae* a gardé toute sa valeur, la rejetait avant même qu'elle soit émise, en constatant que l'organe nucal ne pouvait en aucun cas provenir de l'organe latéral, parce que phylogénétiquement l'organe nucal est antérieur à l'organe latéral. Pour cette raison, et pour d'autres encore, nous la rejetons

aussi : 1° Parce que nous avons prouvé l'homologie des organes nucaux et des organes dorsaux chez les *Ariciidae* et les *Spionidae*. Or dans ces deux familles, les organes latéraux coexistent avec les organes dorsaux, sur les mêmes segments, l'organe nucal aurait donc deux homologues sur chaque segment et des homologues dont la structure serait différente; ce qui est manifestement impossible. 2° Parce que leur innervation est totalement différente. L'organe nucal est en relation directe avec le cerveau, tandis que l'organe latéral dépend de la chaîne ventrale. Ainsi que nous l'avons vu, l'organe nucal est toujours relié étroitement au cerveau, soit par l'intermédiaire d'un nerf bien individualisé, comme chez les *Ariciidae*, les *Spionidae*, les *Cirratulidae*, les *Capitellidae*, les *Chloraemidae*, les *Maldanidae*, les *Sabellidae*; soit fixé en pleine masse cervicale comme chez les *Opheliidae*, les *Scalibregmidae*, les *Arenicolidae*, les *Sabellariidae* et les *Terebellidae*. Pour les organes latéraux, il en va tout autrement. Ils dépendent toujours des ganglions du segment auquel ils appartiennent et nullement du cerveau. Chez certains, comme les *Ariciidae* (cf. JEENER, 1927, p. 111), un nerf unique part de chaque ganglion

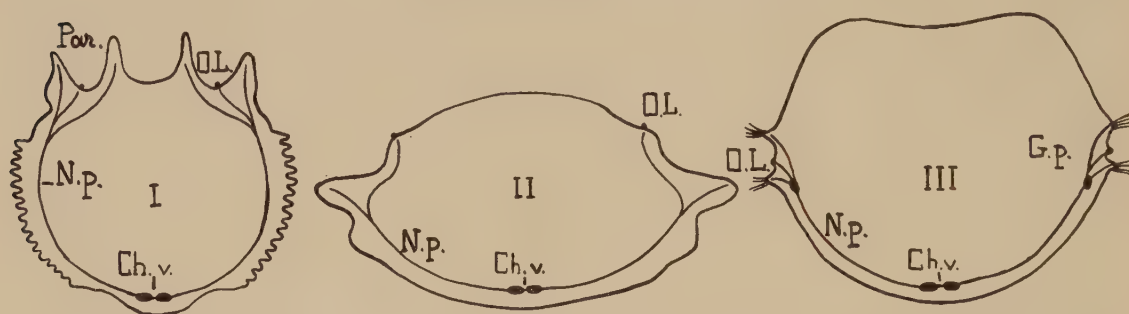


FIG. 33. — Innervation de l'organe latéral chez les Annélides Polychètes Sédentaires. Figures schématiques. — I. Pas de ganglion pédieux (type *Scoloplos armiger*). — II. Pas de ganglion pédieux (type Térébellomorphe). — III. Ganglion pédieux confondu avec celui de l'organe latéral (type *Spionidae*, *Opheliidae*, *Ampharetidae*, etc.).

ventral et se divise en trois branches allant respectivement aux deux rames de chaque parapode et à l'organe latéral médian (fig. 33, I); chez d'autres, comme les *Amphictenidae* (fig. 33, II) le schéma est comparable, mais il n'y a que deux nerfs au lieu de trois; chez les *Spionidae* et les *Ampharetidae*, un ganglion pédieux se forme sur le trajet du nerf principal et de ce ganglion partent trois filets se rendant à l'organe latéral et aux deux rames du parapode (fig. 33, III). Dans tous les cas, les relations avec le cerveau sont inexistantes. 3° Parce qu'on ne peut pas attribuer la même valeur à l'organe latéral muni de cils raides immobiles et donc adapté à recevoir les ondes de mouvement, et à l'organe nucal dont les cils vibratiles, toujours en mouvement, ne sauraient enregistrer un ébranlement quelconque se produisant dans le milieu ambiant.

Nous préciserons plus loin le rôle de l'organe nucal. Celui de l'organe latéral paraît bien n'être que tactile. Il doit jouer un grand rôle chez toutes les Annélides Sédentaires à corps mou que leurs mouvements lents et l'absence de tube livrent presque sans défense à leurs ennemis. WILSON (1948, p. 759) remarquait récemment que les larves d'*Ophelia* ne se métamorphosaient que si elles trouvaient un sable composé de petits grains arrondis, sur lesquels elles se collent : « The sizes and shapes of the

interstices among the grains, perceived probably by the tactile sense, is the main stimulus to metamorphosis ». Il est bien possible ainsi qu'il l'écrivait que le « stimulus » déclenchant la métamorphose, leur soit apporté par l'organe latéral, qu'elles ont déjà développé.

Homologie de l'organe latéral et des antennes.

BINARD et JEENER (1928, pp. 234 et ss.), cherchant une homologie valable pour les organes latéraux, ont cru la trouver dans les antennes. Ils s'inspirent, pour cela, de la théorie de NILSSON, d'après laquelle les organes du tronc auraient, tous, leurs homologues sur le prostomium; et de celle de STORCH (1913) et de LAMERRE sur la tétra-neurie des Polychètes Errantes.

Les plus primitives de celles-ci, les *Amphinomidæ* possèdent deux cordons nerveux latéraux qui réunissent entre eux tous les ganglions pédieux et aboutissent au cerveau à la hauteur des antennes. Chez les Sédentaires qui en dérivent, le cordon latéral allant de l'antenne jusqu'à l'extrémité postérieure du corps s'est coupé en autant de fragments qu'il y a de segments le long du corps : chacun de ces fragments constitue le ganglion de l'organe latéral. Il apparaît donc, concluent BINARD et JEENER « que les antennes sont sur la tête les restes de la placode sensorielle, comme les organes latéraux en sont les restes sur le tronc » (p. 235). Justement, LANGDON (1900, p. 17 et pl. I, fig. 14) a décrit sur les antennes de *Nereis* « de petits groupes de cellules sensorielles à prolongements raides traversant la cuticule et se dressant à l'extérieur » aussi, considérant que « ce sont les antennes et non pas les organes nucaux qui par leur structure, se rapprochent le plus des organes latéraux », BINARD et JEENER n'hésitent pas à déclarer homologues, organes latéraux et antennes. Nous ne sommes pas de leur avis, car nous avons retrouvé les cellules sensorielles à cils raides de LANGDON, non seulement sur les antennes, mais aussi sur les cirres tentaculaires et les palpes de jeunes *Platynereis Dumerillii*. A la rigueur, on pourrait admettre que les cirres tentaculaires qui ne sont que les cirres des deux premiers segments, ainsi que l'ont montré LANGERHANS (1880, p. 281), HEMPELMANN (1910), HERPIN (1925, p. 78, 84 et 123) font partie du corps et non du prostomium, portent les deux premières paires d'organes latéraux; mais on ne peut étendre l'homologie aux palpes, innervés différemment. On ne peut pas l'étendre non plus aux parapodes des *Spionidæ*, sur lesquels nous avons trouvé les mêmes cellules à cils raides (fig. 38, B) car les *Spionidæ* ont déjà un organe latéral, différent de ces quelques cellules sensibles éparses sur le tégument. Il faut donc abandonner, toute homologie entre les organes latéraux et les antennes d'une part, entre les organes nucaux et latéraux, d'autre part. Il ne faut pas songer non plus « à les homologuer aux cirres intermédiaires des *Ariciidæ* », comme le pensait EISIG, « car chez *Aricia Latreillii*, les deux organes coexistent sur un même segment » (FAUVEL, 1907, pp. 19-20).

SPENGEL (1881, p. 32) avait considéré les otocytes des *Arenicolidæ* comme des transformations de l'organe nucal. Ainsi que RACOVITZA (1896, p. 258) l'a fait remarquer, « cela n'est pas possible, parce que les deux catégories d'organes coexistent chez les mêmes formes ».

Situation de l'organe nucal chez les Polychètes.

L'organe nucal est si répandu chez les Annélides Polychètes, qu'on peut le considérer comme faisant partie de l'équipement habituel de ce groupe. Son nom semblerait indiquer qu'il se trouve toujours à l'endroit qu'on appellerait la nuque chez un animal plus élevé en organisation, c'est-à-dire à la partie postérieure de la tête.

En fait, on l'y rencontre souvent, mais les modifications morphologiques, consécutives aux orientations diverses qu'ont prises les différentes familles de Polychètes, ont gauchi ce plan primitif.

Chez les Polychètes Errantes, qui sont plus proches que les Sédentaires de l'origine, le thème initial a persisté. Les organes nucaux s'y trouvent, à raison d'une paire par animal, à la partie postérieure du prostomium. C'est ainsi qu'ils se présentent chez les *Aphroditidæ* (*Hermione hystrix*), les *Amphinomidæ* (*Eurythoe borealis* : RACOVITZA, 1896, pl. I, fig. 1), les *Chrysopetalidæ* (*Chrysopetalum debile* : RACOVITZA, 1896, pl. III, fig. 27), les *Phyllodocidæ* (*Notophyllum foliosum* : FAUVEL, 1923, fig. 61, a), les *Tomopteridæ* (*Tomopteris Apsteini* : FAUVEL, 1923, p. 221, fig. 83, a), les *Typhloscolocidæ* (*Travisiopsis lobifera* : FAUVEL, 1923, p. 230, fig. 86, d), les *Syllidæ* (*Syllis formosa* : FAUVEL, 1923, p. 279, fig. 105, i), les *Nereidæ* (fig. 34, A), les *Nephthydidæ* (*Nephthys Hombergii* : fig. 34, B) et les *Eunicidæ* (*Halla parthenopeia* : SPENGEL, 1881, fig. 50).

Chez les *Glyceridæ* (GRAVIER, 1898, pl. VIII, fig. 1), *Glycera convoluta* a ses organes nucaux assez éloignés de la ligne médiane et très nettement déportés vers les bords. Cela tient peut-être à l'écartement des deux lobes du cerveau postérieur qui ont dû se scinder pour laisser passage à l'énorme trompe érectile de l'Annélide.

Chez les Polychètes Sédentaires, on retrouve la disposition initiale dans quelques familles, en particulier chez les *Spionidæ* (fig. 8, A, C, E), les *Maldanidæ* (fig. 21, A), les *Sabellidæ* (fig. 31) où les deux organes nucaux sont distincts et très rapprochés de la ligne dorsale.

Chez les *Chloraemidæ* (fig. 14, B, C), les *Arenicolidæ* (fig. 19, C), la position est à peu près identique, mais les deux organes se sont soudés en un seul, sur la ligne médiane.

Chez les *Ariciidæ*, les organes nucaux sont franchement latéraux (fig. 1, A), mais les organes dorsaux qui leur sont homologues demeurent sur la ligne médiane (fig. 5, A, B). Chez les *Cirratulidæ* (fig. 12, A, B, C), les *Opheliidæ* (fig. 15, A ; fig. 17, A, B), les *Scalibregmidæ*, les *Capitellidæ* (fig. 19, A), chez *Amphictene auricoma* (*Amphictenidæ*, fig. 24, D), les organes nucaux sont également latéraux, tandis qu'ils sont ventraux chez *Lagis Koreni* (*Amphictenidæ*) et chez les *Sabellariidæ* (fig. 24, A).

Dans la seule famille des *Terebellidæ*, se retrouvent à peu près toutes les positions précédentes (fig. 29) : *Nicolea venustula* possède un organe nucal médian impair (I) ; *Thelepus setosus* l'a aussi unique, mais faisant presque le tour du prostomium (VI) ; *Lanice conchilega* (II), *Polymnia nesidensis* (III) et *Polycirrus aurantiacus* (IV) ont deux organes distincts et latéraux, enfin *Terebella lapidaria* (V) en possède aussi deux, presque ventraux.

Comme on le voit, la position exacte des organes nucaux n'a pas une grande importance. Sous l'influence de poussée latérale, ils se sont fusionnés sur la ligne médiane, ou au contraire éloignés l'un de l'autre vers les bords ; ou bien entraînés par le mouvement

des segments antérieurs venant transformer l'allure du prostomium, ils ont basculé avec le péristomium par dessus la bouche et se sont trouvés à la face ventrale (*Sabellariidæ*; *Lagis Koreni* : *Amphictenidæ*).

Il est toutefois à remarquer que les Annélides soit Errantes (*Glyceridæ*), soit

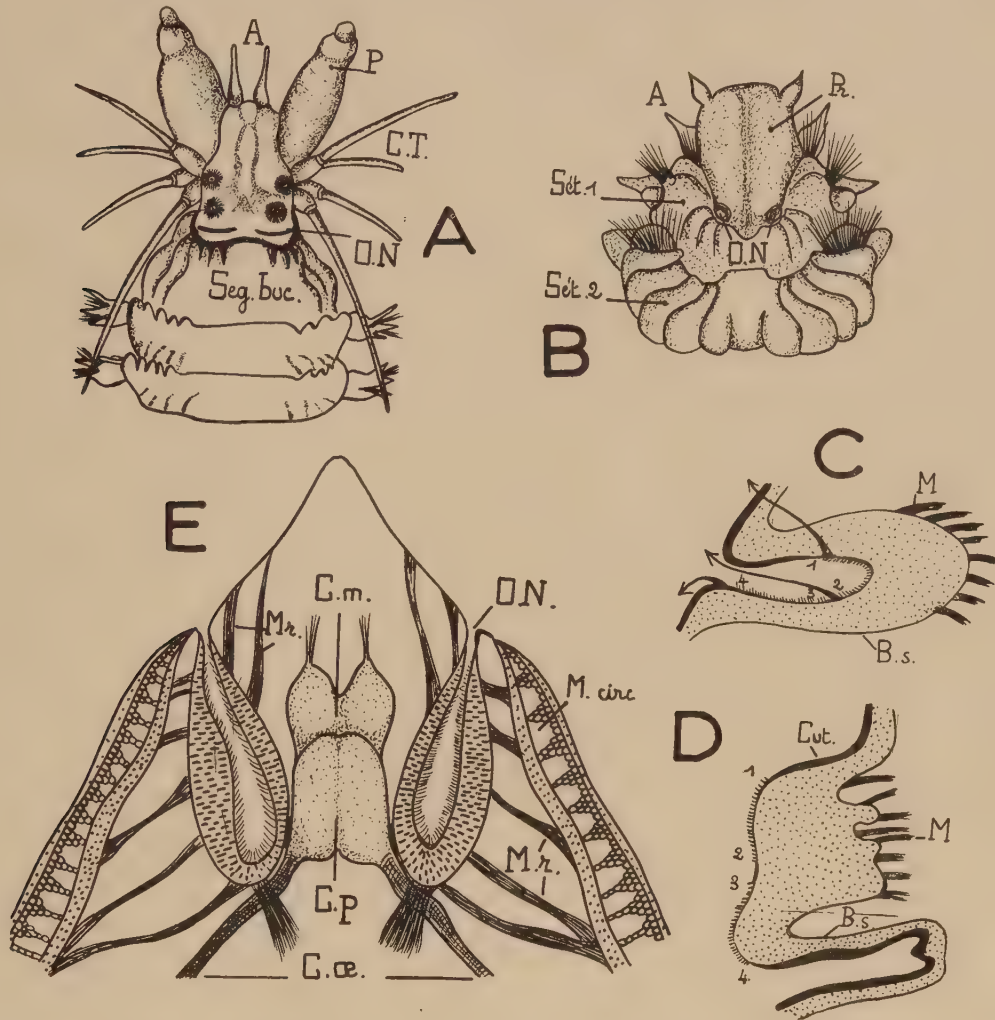


FIG. 34. — A. *Perinereis cultrifera*. Partie antérieure, vue dorsale. Le segment buccal a été ramené en arrière pour laisser voir les organes nucaux. A., antenne; P., palpes; C. T., cirres tentaculaires; O. N., organe nuchal. — B. *Nephthys Hombergii*. Partie antérieure, vue dorsale. Pr., prostomium; Sét. 1, premier sétigère; Sét. 2, second sétigère. — C et D. *Ophelia bicornis*. Figures schématiques montrant le mécanisme d'invagination des organes nucaux : C. Organe invaginé; D. Organe épanoui. M., muscles; B.s., basale; Cut., cuticule. Les flèches indiquent les chemins parcourus lors de la dévagination par les points 1, 2, 3, 4. — E. *Notomastus latericeus*. Muscles de l'organe nuchal rétractile. Figure schématique faite d'après la dissection et les coupes. C. m., cerveau moyen; M., muscles circulaires. M. r., muscles rétracteurs; C. p., cerveau postérieur; C. œ., commissure œsophagienne.

Sédentaires (*Ariciidæ*, *Opheliidæ*, *Scalibregmidæ*, *Capitellidæ*) qui possèdent en même temps une trompe érectile et des organes nucaux rétractiles, ont ces derniers placés latéralement plutôt que dorsalement. Cette disposition est sans doute favorable au mouvement de sortie et de rentrée de la volumineuse trompe de ces Annélides.

Classification des divers organes nucaux.

Il est bien établi que l'organe nucal fait partie de l'équipement sensitif habituel des Annélides Polychètes. Nous en distinguerons cinq types principaux : 1° l'aire nucale; 2° l'organe nucal simple; 3° l'organe nucal en fossette, en repli ou en gouttière; 4° l'organe nucal en crête saillante; 5° l'organe nucal rétractile (fig. 36).

1° L'AIRES NUCALE. — C'est le cas le plus simple. La surface ciliée se trouve de niveau avec l'épiderme voisin, dont elle est une forme à peine modifiée. C'est là qu'il conviendrait de chercher le type primitif. Or, actuellement on ne le trouve chez aucune Annélide Errante, mais seulement chez quelques Sédentaires comme les *Ariciidae* et les *Spionidae*. Encore faut-il remarquer que chez ces formes, il n'y a que les organes dorsaux (homologues des organes nucaux, comme nous le savons) les plus éloignés du prostomium, qui ont gardé l'allure que nous considérons comme primitive. Le nombre des cellules ciliées y est relativement faible, ce qui est la marque d'un simple début d'adaptation, tandis que les organes nucaux proprement dits et les premiers organes dorsaux présentent des massifs serrés de ces mêmes cellules ciliées, indice d'un perfectionnement plus poussé. Ainsi que nous le disions précédemment, ces deux familles doivent être considérées au point de vue des organes sensitifs, comme des groupes témoins qui portent la trace des organes qu'ont dû posséder leurs devanciers. Ceux-ci ont évolué, soit en perdant cette spécification commençante, soit en l'accentuant, ce qui est le cas le plus fréquent. Tout à l'autre extrémité de la chaîne, on retrouve, chez les Sédentaires les plus évoluées, des familles comme celle des *Sabellidae*, des *Sabellariidae* et des *Terebellidae* où une évolution régressive a ramené l'organe nucal à son type primitif. La plage ciliée a beaucoup diminué de densité, et les cellules ne s'y trouvent pas en massifs serrés, mais plutôt en îlots plus ou moins disséminés ou même dispersés çà et là au milieu des éléments de soutien. Le genre de vie de ces Annélides explique la dégradation de leurs organes sensitifs qui ne leur sont d'aucun secours, puisque ces Annélides ne cherchent pas leur nourriture, acceptant tout ce que l'agitation continuelle de leurs cils amène au contact de leur bouche. Il n'est pas étonnant dès lors que plusieurs espèces de ces familles aient complètement perdu ces organes; tandis que les autres en ont conservé encore quelques vestiges.

2° L'ORGANE NUCAL SIMPLE. — Dans un très grand nombre de cas, l'aire nucale s'est perfectionnée, en s'enrichissant d'éléments sensitifs nombreux : cellules ciliées ou cellules nerveuses épidermiques, rangées côte à côte et laissant peu de place aux cellules de soutien ordinaires. L'ensemble revêt alors une allure qui caractérise l'organe nucal proprement dit, avec ses cellules bien alignées, tranchant par leur régularité avec la fantaisie des épidermes non modifiés. La densité du cytoplasme et son affinité pour les colorants sont plus grandes que pour les cellules ordinaires, dont les éléments sensitifs ne sont que des formes évoluées. De sorte qu'au premier coup d'œil, l'organe nucal se manifeste sur une coupe, par la plage vivement colorée qu'il fait sur le fond plus clair de l'épiderme. Cet organe sensitif situé sur la partie postérieure du prostomium se trouve partiellement recouvert par le premier segment rabattu vers l'avant; il n'est visible sur

l'animal que si l'on a soin de dégager le prostomium, en le tirant légèrement. Cet organe nucal se rencontre chez les Annélides Errantes, vivant dans le sable. On comprend aisément le rôle protecteur joué par le premier segment vis-à-vis de la zone sensitive qu'il recouvre. La progression dans le sable ne va pas sans heurts et l'organe nucal beaucoup plus fragile que le reste du tégument, risquerait d'être endommagé ; la couverture que nous venons de décrire l'en préserve. Parmi les *Aphroditidæ*, plusieurs espèces ont un organe de ce genre : *Halosydna gelatinosa*. SARS (FAUVEL, 1923, p. 84); *Lepidasthenia maculata*. POTTS; *L. elegans* (GRUBE) et *Hermione hystrix* (HANSTROM, 1927); chez les *Syllidæ*, on trouve : *Eusyllis Blomstrandii*. MALMGREN (FAUVEL, 1923, p. 293). Toutes les *Nereidæ* et la plupart des *Nephtydidæ* dont *Nephtys Hombergii* (fig. 34, A, B) AUDOUIN et M. EDWARDS; *N. cæca*. F. *cirrosa* EHLERS; *N. Hystricis* Mc. *Intosh* (RULLIER, 1947, p. 415) et la grande majorité des *Eunicidæ* sont aussi à classer là avec *Arabella quadristriata* (SPENGEL, 1881, fig. 46); *Oligognathus Bonelliæ* (id., fig. 45); *Diopatra neapolitana* (id., fig. 48); *Halla parthenopeia* (id., fig. 50); *Eunice torquata* (JOURDAN, 1887, pl. 13, fig. 10); *Lumbriconereis impatiens* (PRUVOT, 1885, pl. XIV, fig. 3). Chez les Sédentaires, il n'y a guère que les deux familles des *Chloræmidæ* et des *Ampharetidæ* (FAUVEL, 1897, pl. XXIV, fig. 138 et 145) qui fournissent des représentants munis de ce type d'organe.

3° L'ORGANE EN FOSSETTE, EN REPLI OU EN GOUTTIÈRE. — Cette catégorie ressemble à la précédente par sa structure histologique ; elle s'en distingue par sa morphologie externe : l'organe est plus profond et ne possède pas de membrane protectrice. Chez les Errantes, cette disposition se trouve chez quelques *Phyllodocidæ* : *Lacydonia miranda* (MARION et BOBRETZKY, 1875, p. 68 et pl. VIII, fig. 17), sans doute chez *Pariospilus affinis* (VIGUIER, 1920, pl. III) et chez *Ichthyotomus sanguinarius* EISIG (*Ichthyotomidæ*) parasite des Anguilles (FAUVEL, 1923, p. 454). Chez les Sédentaires, elle existe chez tous les *Paraonidæ* (FAUVEL, 1927, pp. 71 et ss.) et atteint son maximum de fréquence et de dimension chez les *Maldanidæ* avec *Clymene lumbricoides* (RACOVITZA, 1896, pl. V, fig. 40); avec *Leiochone clypeata*; *Johnstonia clymenoides*; *Petaloproctus terricola*; *Maldane Sarsi* et *M. glebidea* que nous avons étudiés, et toutes les autres espèces de cette famille.

Les *Archiannélides*, *Polygordius*, *Protodrilus*, *Saccocirrus* et *Dinophilus* sont également munies de cet organe. Celui-ci, assez bien protégé par sa situation, est porté indifféremment, ainsi que nous venons de le voir, par des Annélides circulant en pleine eau comme *Ichthyotomus*, ou rampant sur les grains de sable comme *Polygordius*, *Protodrilus* et *Saccocirrus* ou fouissant dans la masse sableuse, comme les *Maldanidæ*.

4° L'ORGANE NUCAL EN CRÊTE SAILLANTE. — Ce sont des organes bien développés dans lesquels les cellules sensibles sont nombreuses et hautement spécialisées. Chez les Errantes, ils se rencontrent chez plusieurs formes pélagiques comme *Pterosyllis formosa* (*Syllidæ*) et chez tous les *Tomopteridæ* qui les portent en épaulettes sur le dos : *Sagitella* (*Typhloscolecidæ*) et *Notophyllum foliosum* (*Phyllodocidæ*) où ils ont la forme de boutons ciliés, ainsi que chez l'*Archiannélide*, *Nerilla antennata* où ils ressemblent à deux petites massues. Les Sédentaires ont aussi plusieurs familles comportant ce type d'organe, les *Disomidæ* avec *Pæcilochætus serpens* et ses trois lobes nucaux; les *Amphictenidæ* avec *Pectinaria* et ses organes foliacés, ainsi que *Amphictene* et les siens en

forme de tranchant de hache; les *Chætopteridæ* avec *Telepsavus* (GRAVIER, 1905, p. 784) et *Ranzania sagittaria* (CLAPARÈDE, 1869, p. 491) et leurs organes en languette.

Parfois les organes saillants s'associent à un territoire à caractère glandulaire très net, et l'ensemble forme une caroncule du type de celles que nous avons décrites chez les *Spionidæ*, et qui existent aussi chez *Travisiopsis* (*Typhloscolecidæ* : FAUVEL, 1923, p. 230, fig. 86, d, e) ou que RACOVITZA et surtout GUSTAFSON (1930) ont étudiées chez les *Amphinonidæ*. Quelques *Phyllodocidæ* (*Lopadorhynchus Kröhnii*. CLP.) et *Syllidæ*, *Disomidæ* et *Chloræmidæ* portent des excroissances charnues qui se rapprochent beaucoup des caroncules, mais dont les dimensions sont plus réduites que celles dont nous venons de parler. Nous avons signalé, en son temps, que la caroncule elle-même n'est pas obligatoirement sensitive; cependant presque toujours, elle porte des organes nucaux bien développés, ce qui a incité les auteurs à considérer l'ensemble comme un organe sensoriel.

5° LES ORGANES RÉTRACTILES. — Ce sont actuellement les organes nucaux les plus volumineux qui existent chez les Polychètes. Ils sont formés comme les précédents, d'un épiderme très riche en éléments ciliés et en cellules nerveuses épidermiques et présentent la particularité de pouvoir saillir à l'extérieur ou de disparaître sous le tégument à travers une sorte de boutonnière. Nous avons montré plus haut que leur position normale était d'être étalés à l'extérieur, et c'est pour cela que nous préférons le nom « d'organes rétractiles » à celui « d'organes évaginables » ou « d'organes érectiles » employés habituellement. Les Annélides Polychètes Errantes en possèdent rarement; seules, à notre connaissance, quelques *Eunicidæ*, comme *Lumbriconereis Latreilli* (AUDOUIN et M. EDW), *Halla parthenopeia* (DELLE CHIAJE), *Staurocephalus rubrovittatus* (GRUBE), *S. neglectus* FAUVEL, et *S. atlanticus* Mc. INTOSH présentent des organes rétractiles de faible dimension. Par contre, plusieurs familles de Sédentaires sont dotées de splendides organes de ce genre. Les *Ariciidæ*, les *Capitellidæ*, les *Opheliidæ* et les *Scalibregmidæ* en sont les plus beaux exemples. Les *Cirratulidæ* et les *Arenicolidæ* possèdent aussi des organes rétractiles, mais beaucoup plus modestes. Pour comprendre le mécanisme de ces organes, il n'est pas inutile de remarquer que la plupart des Annélides qui en sont munies, sont des espèces fouisseuses dépourvues de tout autre appendice céphalique. Dès lors, il n'est pas étonnant que le seul organe sensoriel qu'elles possèdent acquière un développement considérable et une perfection plus grande. Mais d'autre part, une paroi aussi mince que celle de l'organe nucal est très fragile et résisterait mal au rude contact du sable. L'animal fouissant le sol rétracte ses organes nucaux, ne les laissant émerger au dehors que lorsqu'ils se trouvent en repos. En somme, le comportement des Annélides munies d'organes rétractiles est assez comparable à celui des Escargots qui rentrent leurs tentacules au moindre choc.

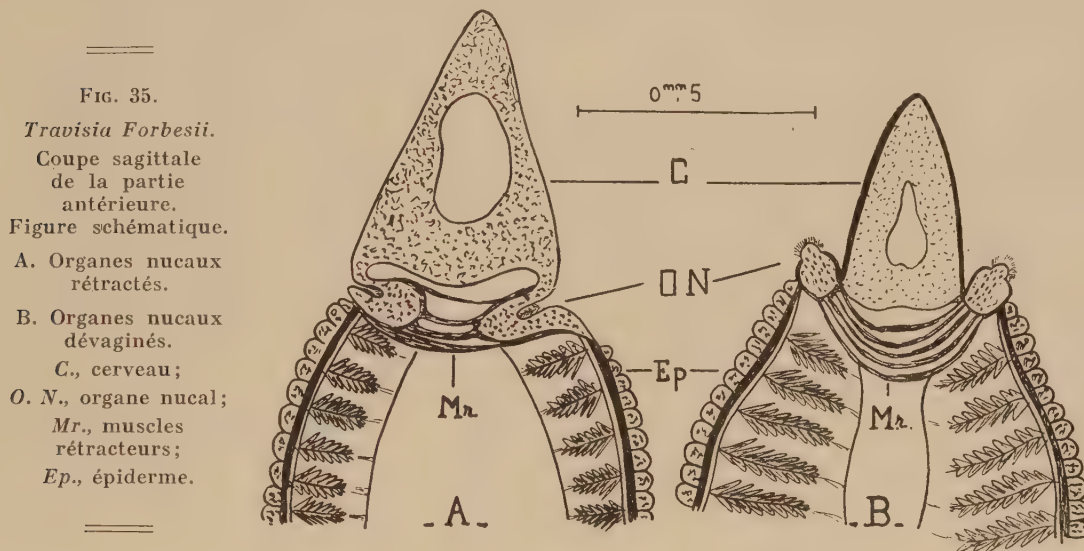
De cette courte nomenclature, il résulte que les organes nucaux des Annélides Polychètes offrent une grande homogénéité de structure et en même temps des aspects très divers dans leur morphologie. On éprouve de la difficulté à les enfermer dans les cadres rigides d'une classification. Plusieurs d'entre eux pourraient tout aussi bien prendre place dans l'une ou dans l'autre de ces catégories et nous ne les avons données que pour mettre un peu d'ordre, quitte à laisser libre la discussion sur telle ou telle affectation; car il est bien évident que tous les passages existent entre nos cinq groupements-types.

Mécanisme d'invagination et de dévagination des organes rétractiles.

La plupart des organes nucaux sont fixes et se trouvent ainsi toujours en service; il en est autrement pour les organes rétractiles. Ces derniers ne peuvent remplir leur rôle, que lorsqu'ils sont épanouis au dehors. Nous étudierons avec quelque détail les mouvements de certains d'entre eux, choisis parmi les plus représentatifs, puis rapidement nous terminerons par les autres.

Travisia Forbesii.

Cette Annélide laissée au repos montre toujours ses organes nucaux dévaginés. Au moindre choc, les deux organes disparaissent en même temps avec rapidité et ne ressortent ensuite que lentement, lorsque l'agitation extérieure a cessé. On peut pro-



voquer expérimentalement la dévagination de ces organes de deux manières. Soit brutalement, en comprimant à la pince la région céphalique, ce qui a pour résultat d'augmenter la pression intérieure, ainsi qu'en témoigne la turgescence obtenue à cet endroit; soit en plongeant l'animal dans une solution de chlorure de magnésium (7 % dans l'eau douce). Sous l'effet de l'anesthésique, les vésicules nucales s'épanouissent au dehors, au maximum, tandis que battent vigoureusement leurs cils.

L'étude anatomique rend compte de ce mécanisme. Les deux organes nucaux, formant poche à l'intérieur de la cavité générale de l'animal, sont reliés entre eux par un faisceau de muscles ne s'attachant à aucun autre point de la paroi. Ce sont des muscles rétracteurs, qui en se contractant, ramènent les deux organes l'un vers l'autre, en les faisant rentrer sous le tégument (fig. 35, A). Cela explique que les mouvements des deux organes sont toujours simultanés. Les muscles protracteurs n'existent pas sur l'organe lui-même, ce qui paraît mettre en défaut la loi générale de l'antagonisme de deux sys-

tèmes de muscles, assurant l'un le mouvement d'aller, et l'autre celui de retour. En fait, il y a bien des muscles antagonistes, mais qui n'appartiennent pas à l'organe nual; ce sont les muscles circulaires de la paroi, qui en se contractant augmentent la pression interne et font ressortir comme une hernie, la plage peu résistante qui constitue l'organe nual. Retenu par trois diaphragmes puissants, qui à la hauteur des troisième, quatrième et cinquième sétigères, séparent la partie antérieure du reste du corps, le liquide coelomique joue le rôle d'un piston et fait jaillir les vésicules nucales à l'extérieur

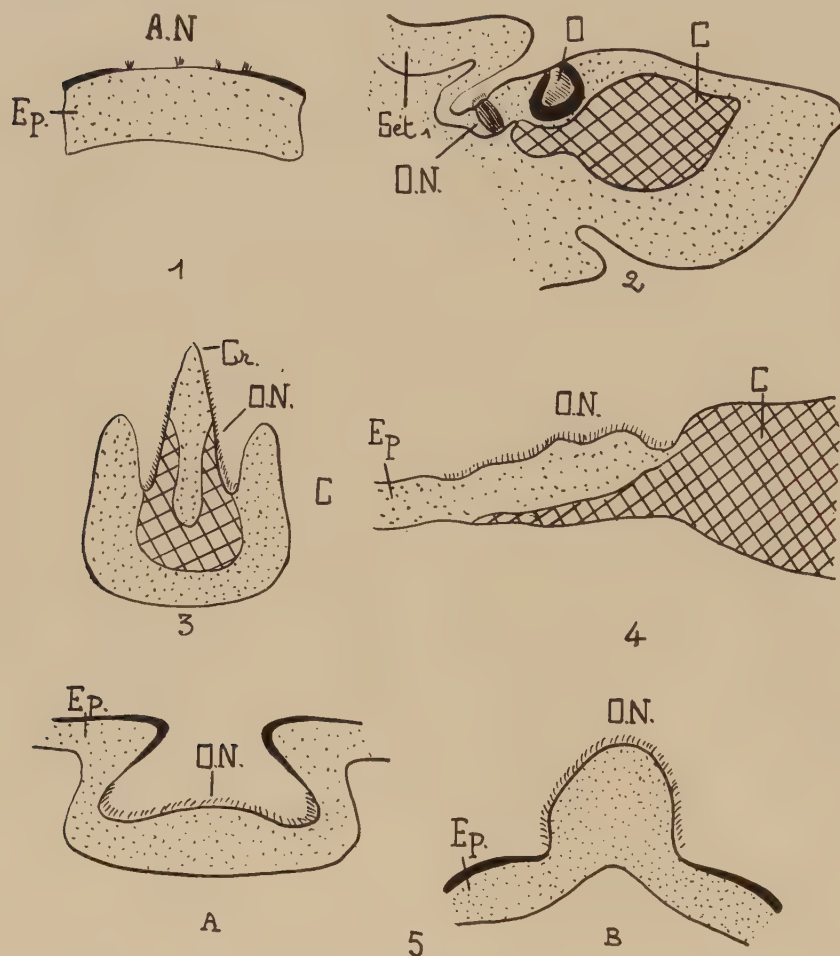


FIG. 36.

Types d'organes nucaux.
Figures schématiques.

1. Aire nucale
(*Lanice conchilega*).
 2. Organe nual simple
(*Nereis diversicolor*).
 3. Organe nual
en repli
(*Leiochone clypeata*).
 4. Organe nual
en crête saillante
(*Scolelepis fuliginosa*).
 5. Organe nual
rétractile
(*Aricia foetida*) :
- A. Rétracté; B. Epanoui.
AN., aire nucale;
Sét. 1, péristomium;
O., œil; C., cerveau;
O. N., organe nual;
Ep., épiderme;
Cr., crête céphalique.

(fig. 35, B). La dévagination provoquée par une augmentation de la pression interne, peut l'être également par le relâchement des muscles propres à l'organe; c'est ce qui arrive lorsqu'on anesthésie l'animal au chlorure de magnésium. Il se produit un allongement considérable du corps qui devient flasque et l'on voit sortir les organes nucaux.

Les mouvements de rentrée et de sortie sont facilités par la souplesse de la paroi nucale, dont la minceur tranche avec la grande épaisseur du tégument voisin. On sait (DU RÉAU, 1908) que celui-ci est formé d'un épiderme normal surmonté d'une couche de hautes papilles emprisonnées entre deux cuticules superposées (fig. 15, C). L'ensemble est de ce fait, extrêmement épais.

L'équilibre est donc réalisé par le jeu de deux séries de muscles antagonistes : ceux qui sont propres à l'organe (muscles rétracteurs) et ceux qui constituent la paroi générale du corps (muscles protracteurs).

L'anatomie, comme la simple observation de l'animal vivant, montrent que *Travisia Forbesii* a normalement ses organes nucaux évaginés.

Ophelia bicornis et *Ophelia neglecta*.

Ophelia bicornis et *Ophelia neglecta* présentent les mêmes alternances de sortie et de rentrée de leurs organes nucaux que *Travisia Forbesii*. La manière dont s'opèrent ces mouvements est seulement un peu différente. Alors que l'épithélium cilié de *Travisia* se retourne comme un doigt de gant, celui d'*Ophelia* opère un glissement sur lui-même, se mouvant à la façon des plis couchés des Géologues. L'invagination se fait obliquement de l'avant vers l'arrière, la partie postérieure jouant le rôle de butoir sur lequel la partie antérieure vient se glisser. Cette particularité s'explique par la disposition de la musculature. Un gros écheveau de muscles rétracteurs, relie les basales des deux organes nucaux et provoque le rappel à l'intérieur des deux zones ciliées. Mais alors que chez *Travisia*, ces muscles étaient absolument libres de toute autre adhérence et déterminaient par leur contraction, un simple rapprochement en ligne droite des deux organes nucaux, les muscles rétracteurs d'*Ophelia* sont rattachés par leur milieu, au vaisseau dorsal et contre-tirés vers l'arrière. Chacun des organes nucaux subit ainsi l'action de deux forces dont la résultante lui fait parcourir une ligne courbe, en le déformant complètement, ce qui le rend dissymétrique (fig. 34, C, D) dans sa position de retrait.

La dévagination suit le processus inverse; elle se fait sous l'action de la pression interne, dont l'efficacité est assurée par la présence de ce que CLAPARÈDE (1868, p. 291) appelait « l'appareil injecteur » des Ophélies, et qui n'est autre que le système de diaphragmes que nous avons décrit chez *Travisia Forbesii*. Cette contracture dissymétrique constatée sur l'organe invaginé, n'existe pas lorsqu'il est épanoui au dehors. Ceci montre, à notre avis, en s'ajoutant aux preuves déjà données, que la position d'extension de l'organe nucal est normale aux *Opheliidæ*; la rétraction n'étant consécutive qu'à une excitation venant du dehors et demeurant passagère.

Polyophthalmus pictus.

Les organes nucaux de cette Annélide qui, à leur état normal, sont dévaginés, peuvent à la moindre alerte, se rétracter sous le tégument. Ils y sont ramenés par la contraction de muscles puissants insérés sous la membrane basale de l'organe d'une part, et à divers points du tégument, d'autre part. Cela permet de les diviser en trois groupes : les muscles antérieurs fixés presque à l'extrémité du prostomium, les muscles médians qui rejoignent les organes nucaux l'un à l'autre, et les muscles postérieurs qui vont s'attacher à la face ventrale, après avoir contourné l'œsophage. Sous l'action de ces multiples forces, l'organe nucal se replie sur lui-même, sans effectuer un retournement complet. Par relâchement de ces muscles, et sous la pression du liquide cœlomique, l'organe se déploie en éventail au dehors. Ce mouvement n'est identique ni à celui qui se produit chez *Travisia*, ni à celui que nous venons de décrire chez *Ophelia*.

Scalibregma inflatum.

DE SAINT-JOSEPH (1894, t. 2, p. 106) avait déjà remarqué que *Scalibregma inflatum* et *Sclerocheilus minutus* avaient leurs organes nucaux normalement dévaginés. L'organe nucal ne possède qu'un seul muscle rétracteur, inséré tout au fond de la poche qu'il forme lorsqu'il est invaginé, et appliqué d'une part sur la basale et d'autre part sur la paroi du premier sétigère. Il n'y a pas de muscle protracteur. La dévagination se fait par relâchement du rétracteur, sous la pression du liquide coelomique; tout comme nous l'avons observé chez les espèces précédentes.

Capitellidæ (Notomastus latericeus) et Ariciidæ.

Notomastus, qui, ainsi que nous l'avons vu, peut rétracter ses organes nucaux sous le tégument ou les faire jaillir en deux grosses vésicules, opère ces mouvements comme *Travisia Forbesii*. La dévagination résulte d'un retournement complet de la poche nucale. Elle se fait par le jeu de la pression du liquide coelomique. L'invagination est provoquée par des muscles multiples, insérés sur toute la surface de la basale (fig. 34, E). Leur contraction neutralise la poussée interne et ramène l'organe à l'intérieur en le retournant en doigt de gant. Ce mouvement de repli s'effectue lorsque l'animal est inquiet; il se produit aussi certainement lorsqu'il fouit le sable à grands coups de trompe. Les deux poches nucales n'étant pas liées entre elles comme celles de *Travisia Forbesii*, *Notomastus latericeus* a la possibilité d'effectuer des mouvements dissymétriques de ces organes nucaux, ce que *Travisia* ne peut réaliser.

Les *Ariciidæ* se comportent exactement comme les *Capitellidæ*, toutefois les muscles rétracteurs des *Ariciidæ* sont placés plus latéralement que ceux des *Capitellidæ*, de ce fait, l'organe invaginé d'*Aricia* coulisse en quelque sorte au-dessous de la cuticule, s'aplatissant sous celle-ci au lieu de s'enfoncer profondément dans la cavité générale (fig. 2, A).

Arenicolidæ et Cirratulidæ.

Ces formes diffèrent notablement des précédentes. Les mouvements de leurs organes nucaux sont beaucoup moins considérables et se limitent pratiquement à une ouverture plus ou moins grande de la boutonnière limitant l'organe cilié pour les *Cirratulidæ*, tandis que chez les *Arenicolidæ*, le repli cilié s'ouvre légèrement entre le prostomium et le péristomium ou bien s'applique étroitement entre eux deux.

CONCLUSION. — Les différences que nous venons de signaler dans la structure des organes nucaux rétractiles, nous permettent de comprendre plus facilement leur apparition dans l'Ordre des Polychètes.

Avec les *Arenicolidæ* et les *Cirratulidæ*, nous quittons à peine les organes fixes ordinaires. Une musculature encore faible, s'y est seulement ajoutée qui permet quelques mouvements très limités. Que d'autres muscles s'ajoutent à ces premiers éléments, et nous arrivons aux formes plus perfectionnées telles que les *Capitellidæ* ou les *Ophe-*

liidæ. On voit très bien le passage se faisant d'une structure à l'autre; nous chercherons plus tard sous quelles influences il a dû se produire. Les organes nucaux rétractiles seraient, dans ces conditions, un perfectionnement apporté aux organes fixes déjà riches en cellules sensorielles, perfectionnement très appréciable pour les espèces fouisseuses que nous venons d'étudier.

Etude embryogénique de l'organe nucal.

1° DÉVELOPPEMENT DE L'ORGANE NUCAL DE *SABELLARIA ALVEOLATA*

BIBLIOGRAPHIE. — Le développement de *Sabellaria alveolata* et de *Sabellaria spinulosa* a été extrêmement étudié en raison de la facilité avec laquelle on peut se procurer ces Annélides et provoquer la fécondation des produits génitaux qui restent à maturité pendant plusieurs mois. Nous citerons seulement : DE QUATREFAGES (1847, p. 99, et 1848, pp. 6 et ss.) fournissant quelques renseignements sur l'œuf de *Sabellaria*; CLAPARÈDE (1863, p. 69; pl. VII, fig. 3-11, et pl. VIII, fig. 1-6) qui représente la larve trochophore; WILSON (1904) dont l'étude indique le développement de l'œuf en mosaïque; CAULLERY (1914, pp. 168-186) qui, à la faveur de nombreuses pêches planctoniques, reconstitue à peu près le développement larvaire; FAURÉ-FRÉMIET (1924, pp. 211-342) dont l'étude porte surtout sur les mécanismes physico-chimiques mis en jeu au cours du développement; WILSON (1929, pp. 179 et ss.) pratiquant le développement d'œufs amputés de quelques blastomères; DAWIDOFF (1928, pp. 130-170) qui signale les grandes soies épineuses de la larve; HATT (1931-1932) dont les efforts portent sur la fusion expérimentale et les localisations germinales des œufs; HORSTADIUS (1937, pp. 317 et ss.) qui, avec beaucoup d'habileté, opère la transplantation des blastomères; NOVIKOFF (1938, p. 202; 1939, *a*; 1939, *b*, et 1938-1940) qui donne de nombreuses figures des larves aux différents âges; WEISS (1939, p. 223); CHILD (C. M.) (1941, p. 559) qui fait surtout état des travaux précédents; DALCQ (1941, p. 309, fig. 86) qui donne quelques figures du développement de *Sabellaria*; THORSON (1946, p. 453) qui indique la durée de la vie pélagique des larves de *Sabellaria* (6 à 7 semaines pour *S. alveolata*; 4 mois pour *S. spinulosa*) et HARTMAN (1944, p. 327, pl. XXIX, fig. 16-17) qui étudie *Phragmatopoma californica*.

ETUDE DU DÉVELOPPEMENT. — Tous ces auteurs ont pratiqué ou bien la fécondation artificielle et l'observation en cristalliseur des trochophores ainsi obtenues, qui faute de nourriture ne vivaient que quelques jours; ou bien l'observation de larves plus âgées, capturées en pêches planctoniques, larves qui mouraient aussi très vite. Grâce à des cultures de *Nitzschia closterium*, nous avons pu conserver les larves pendant plus d'un mois; ce qui nous a permis de les suivre jour par jour et de noter leurs transformations graduelles. Nous n'avons pas assisté à la fixation de l'Annélide, mais l'architecture de la larve était assez avancée pour déterminer ce que nous voulions savoir de l'organe nucal.

Les premières divisions sont rapides, bien que les temps que nous avons enregistrés soient supérieurs à ceux que mentionne NOVIKOFF (1938, pp. 202-205). Le décalage est dû vraisemblablement à des différences de température, ainsi que THORSON (1946, p. 452) l'indique pour les Huîtres, chez lesquelles une augmentation de température de 6 degrés, fait passer la durée de la vie larvaire de 18 à 6 jours.

Nous avons observé plusieurs fois le curieux lobe polaire qui, au stade 2 apparaît comme une excroissance sur le blastomère C, D, se gonfle jusqu'à devenir aussi volumineux que celui-ci et brusquement s'y vide complètement, quelques instants avant qu'apparaisse la 2^e division donnant 4 blastomères A, B, C, D. Au bout de sept à huit heures, on

aboutit à une larve nageuse ovoïde ne présentant qu'une ceinture ciliée médiane à cils courts et tournant lentement sur elle-même. Après 24 heures, la larve a pris la forme d'une toupie. La ceinture médiane interrompue dorsalement, porte de longs cils vibratiles (prototroche) et est accompagnée d'une autre rangée de cils beaucoup plus petits. Les lèvres du blastopore, jusque-là écartées l'une de l'autre, commencent à se rappro-

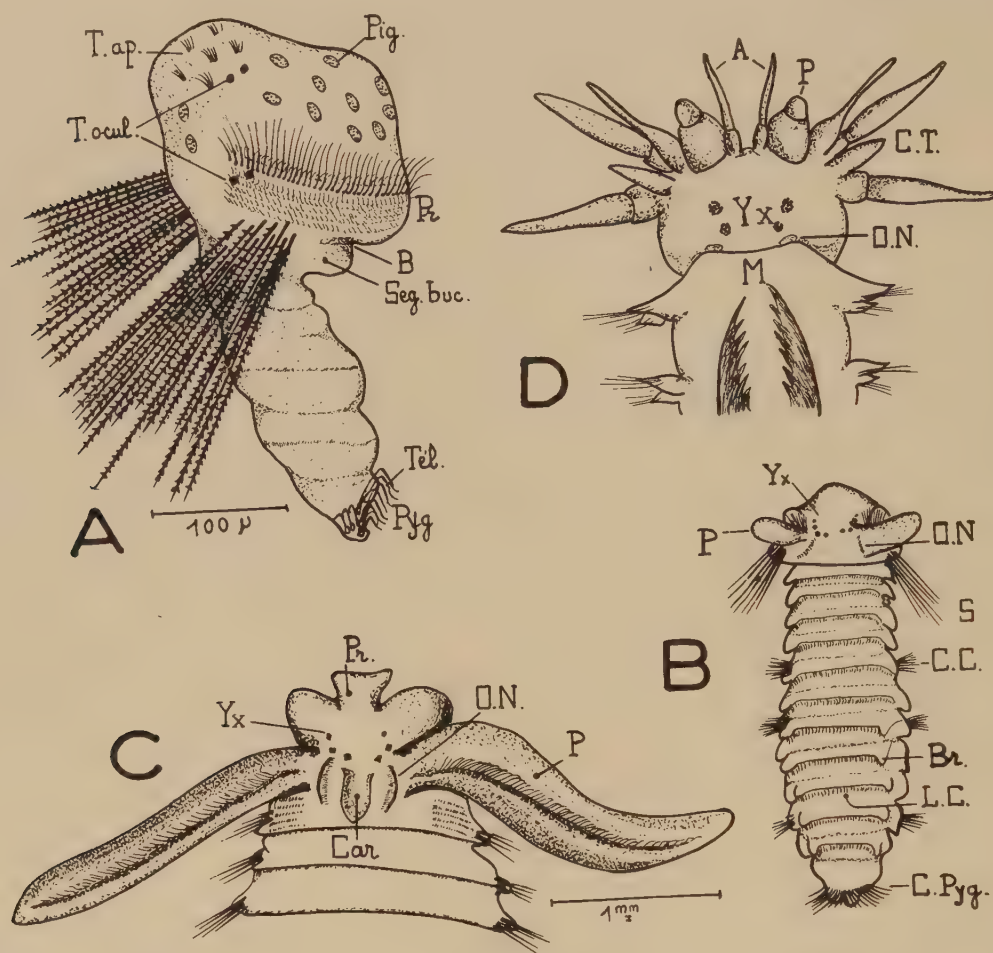


FIG. 37. — A. *Sabellaria alveolata*. Larve métatrichophore âgée de 21 jours, de profil. *T. ap.* touffe apicale; *Pig.*, pigment; *Pr.*, prototroche; *B.*, bouche; *Seg. buc.*, segment buccal; *Tél.*, télotroche; *Pyg.*, pygidium; *T. ocul.*, taches oculaires. — B. Jeune larve de *Spionidae*. *Yx.*, yeux; *O. N.*, organe nuchal; *S.*, soies; *C. c.*, ceinture ciliée; *Br.*, branchie; *L. c.*, ligne ciliée; *C. pyg.*, ceinture pygidiale; *P.*, palpe. — C. Larve âgée de *Spionidae*. Partie antérieure de la larve, vue dorsale. *Pr.*, prostomium; *Car.*, caroncule. — D. *Platynereis Dumerilii*. Larve âgée de 15 jours environ. Partie antérieure. *A.*, antenne; *C. T.*, cirres tentaculaires.

cher, et une soudure apparaît à l'extrémité postérieure, isolant le proctodeum (futur anus). A la partie supérieure de la larve, se trouve une touffe apicale de longs cils peu mobiles. Tout le territoire situé au-dessus du prototroche est parsemé de taches pigmentées en jaune-brun, qui rendent cette larve très facilement reconnaissable. De plus, de chaque côté, apparaissent 2 bulbes sétigères possédant chacun 3 à 4 grandes soies barbelées. La larve se déplace rapidement, la touffe apicale en avant, en un mouvement hélicoïdal, grâce

à ses ceintures ciliées; les soies ne prenant part à la progression qu'en servant de stabilisateur. Si un choc se produit, les soies se hérissent en travers, bloquant immédiatement la marche.

Peu à peu la partie inférieure de la larve s'allonge, se charge de gouttelettes huileuses et une grosse tache rouge apparaît au-dessus du prototroche. Elle est constituée de multiples granules réfringents : NOVIKOFF (1938, fig. 5) la considère comme un organe visuel. Agée de 7 jours, la larve possède 2 faisceaux de 6 à 8 grandes soies barbelées et le prototroche comprend 3 à 4 rangées de cils superposés, tandis que la ceinture voisine en compte 1 ou 2 seulement. Au pôle postérieur commence à se développer une aire ciliée.

Au bout de 15 jours, la larve dont la partie inférieure s'est beaucoup allongée et présente déjà les marques d'un commencement de segmentation, a terminé la soudure des lèvres du blastopore, formé la bouche et l'anus, entre lesquels s'étend un intestin que l'on voit rempli de débris de *Nitzschia* et de substances graisseuses. La touffe apicale s'est divisée en 5 ou 6 mouchets de cils et le segment buccal s'est constitué immédiatement au-dessous du prototroche. La plage ciliée postérieure s'est organisée en une ceinture demi-circulaire : le télotroche. La tache oculaire s'est scindée en 4 fragments, disposés 2 par 2.

Agée de 3 semaines, la larve (fig. 37, A) s'est allongée et les segments commencent à apparaître de façon plus nette. Le prototroche comprend maintenant 7 rangées de cils, interrompues sur toute la ligne dorsale. La rangée initiale est toujours pourvue de cils beaucoup plus longs que celles qui se sont établies au-dessous (5) et au-dessus (1).

Nous n'avons pas suivi plus loin la transformation de la larve et nous n'avons pas assisté à l'apparition de l'organe nucal. MEYER (1888, pp. 629-630) prétendait que celui-ci était constitué, chez la plupart des Polychètes, par un reste du prototroche; la couronne ciliée régressant peu à peu et ne laissant subsister que deux touffes de cils qui deviennent les organes nucaux. Chez les *Serpulidæ*, spécialement chez *Psymmodon Philippi* (= *Protula*, Risso) dépourvu de ces organes, les vestiges du prototroche se retrouvent autour de l'orifice de la néphridie thoracique qui, de ce fait, devient l'homologue des organes nucaux des autres Annélides. Nous avons écarté déjà cette homologie; il nous reste à montrer que l'organe nucal ne provient pas du prototroche; cela pour deux raisons : 1° Parce que tout ce que nous savons de l'anatomie de l'adulte dont la larve à l'état où nous l'avons laissée donne une idée suffisante, nous permet de dire que l'organe nucal se forme justement à l'endroit où la ceinture ciliée est interrompue, depuis le début du développement (fig. 37, A). La zone dorsale, où se forment les organes nucaux, n'a donc porté aucun cil jusqu'au moment où apparaissent ceux de l'organe sensitif. 2° Parce que la cellule ciliée de l'organe nucal est histologiquement très différente de celles qui constituent le prototroche. Ces dernières sont du type des cellules « cinétiques » que nous avons décrites chez les Spionidiens (fig. 10, B, C); elles sont beaucoup plus volumineuses et possèdent des cils 2 à 3 fois plus longs que les cellules sensorielles. Cette différence se voit bien sur une coupe longitudinale que nous avons réalisée sur une larve trochophore âgée de 15 jours. Nous classons les cellules du prototroche parmi les « cellules cinétiques », capables d'engendrer un mouvement rapide, ainsi que nous l'avons constaté sur la larve vivante, mais nous leur dénieons tout rôle sensoriel.

L'organe nucal de *Sabellaria alveolata* se forme donc tardivement sur la larve ou peut-être sur l'animal déjà fixé, aux dépens d'une zone épidermique jusque-là indifférenciée.

2° DÉVELOPPEMENT DE L'ORGANE NUCAL DE *PLATYNEREIS DUMERILII*

HEMPELMANN (1911) et HERPIN (1925, pp. 112 et ss.) ont trop bien étudié le développement de *Platynereis Dumerilii* pour qu'il soit besoin d'y revenir. Nous nous contentons de noter ce qui concerne l'apparition de l'organe nual.

La trochophore, bien que ciliée, ne quitte pas le tube muqueux où le mâle incube les œufs; c'est là que se forment les premiers segments de la larve (notre étude n'a porté que sur la forme hermaphrodite de *Platynereis Dumerilii*). Nous avons trouvé, le 8 juillet 1948, deux tubes jumelés contenant plusieurs centaines de jeunes *Platynereis Dumerilii*, au stade de 3 à 4 sétigères, ressemblant à de petites tortues (cf. HERPIN, 1925, pl. III, fig. 69). L'élevage en cristalliseur s'est poursuivi pendant deux mois, au cours desquels nous avons

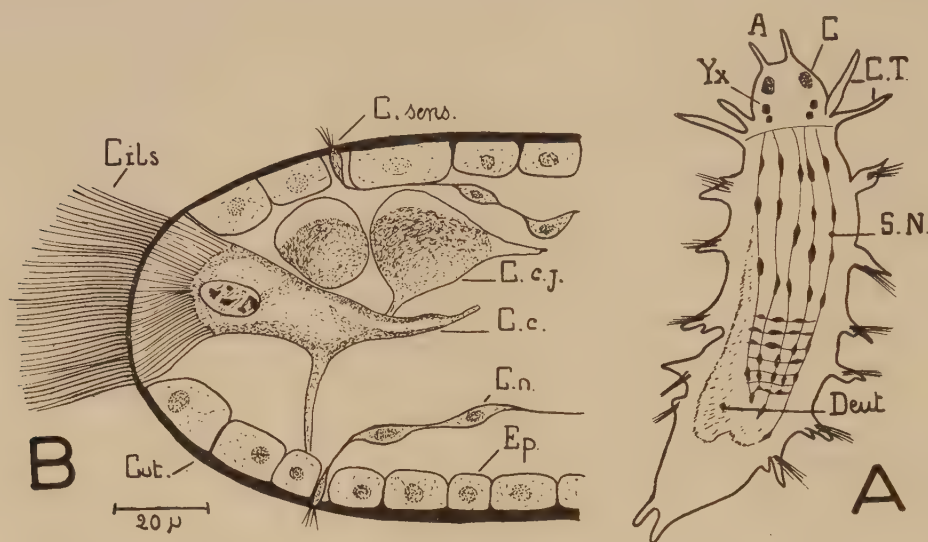


FIG. 38. — A. *Platynereis Dumerilii*. Larve de 6 sétigères, colorée *in toto*, au bleu de méthylène. A., antenne; C., cerveau coloré en bleu; C. T., cirre tentaculaire; S. N., système nerveux périphérique coloré en bleu; Deut., deutoplasme. — B. Larve âgée de *Spionidae*. Parapode dessiné sur le vivant. C. sens., cellule sensitive; C. c.j., cellule cinétique en formation; C. c., cellule cinétique jeune; C. n., cellule nerveuse; Cut., cuticule.

pu examiner avec soin les larves. Pour cela, nous avons utilisé le chlorure de magnésium; ce qui a le double avantage de rendre les larves immobiles, tout en laissant battre les cils et d'éclaircir notablement la préparation. Nous avons ainsi pu surveiller, à un fort grossissement (objectif à immersion au 1/16^e) la formation de l'organe nual. Chaque jour, nous avons fixé un certain nombre de larves, dans lesquelles nous avons ensuite pratiqué des coupes. De temps en temps, nous avons coloré au bleu de méthylène quelques larves *in toto*, pour repérer plus facilement le système nerveux.

Le meilleur résultat nous a été fourni par l'observation directe, après anesthésie. Jusqu'au 19 juillet, sur les larves n'ayant pas encore 12 sétigères, nous n'avons vu aucun cil vibratile à la partie postérieure du prostomium, à l'endroit habituel des organes nucaux. A partir de ce moment, nous avons constaté, chaque jour pendant une semaine, que toutes les larves de 12 à 15 segments acquéraient 2 organes nucaux, nettement séparés, dérivant directement du tégument recouvrant la partie postérieure du prosto-

mium et normalement surplombés par le péristomium (fig. 37, D). Nous décrivons un peu plus loin, le mode de formation des cils de ces organes; qu'il nous suffise pour l'instant de faire remarquer que chez *Platynereis Dumerilii*, pas plus que chez *Sabellaria alveolata*, l'organe nucal n'est un vestige de la couronne ciliée de la trochophore, puisqu'il n'existe aucun cil à l'endroit où il apparaît.

L'organe nucal se forme assez tard chez *Platynereis Dumerilii* (animal ayant de 12 à 15 segments); alors que le cerveau est déjà bien constitué chez la larve de 4 à 5 sétigères, ainsi que nous avons pu le vérifier sur nos coupes et que cette même larve colorée au bleu de méthylène présente un équipement nerveux épidermique assez développé sur le reste du corps (fig. 38, A). Quelques jours après avoir acquis leurs organes nucaux, les larves comptant 17 à 18 sétigères quittent le tube commun où s'est faite l'incubation et vont se fabriquer un abri individuel sur le fond du cristalliseur ou sur les Algues mises à leur disposition.

Chez *Nereis limbata*, WILSON (1892, p. 424 et pl. XX, fig. 29) représente les restes du prototroche, situés en avant des cirres tentaculaires. Là non plus, l'organe nucal ne peut donc en dériver, puisqu'il est toujours placé en arrière des cirres tentaculaires. D'autre part, WILSON n'a figuré aucun cil, ce qui semble indiquer que chez *Nereis limbata*, la formation de cet organe est également assez tardive.

3° DÉVELOPPEMENT DE L'ORGANE NUCAL CHEZ LES SPIONIDÆ

De nombreux auteurs, parmi lesquels nous citerons CLAPARÈDE et MECKNIKOW (1869, *vide* MESNIL; 1896, p. 162), MESNIL (*op. cit.*) et surtout THORSON, chez lequel se trouve une abondante bibliographie (1948, p. 96, fig. 48) ont représenté des larves de *Spionidæ* récoltées en pêches planctoniques. Ces larves mortes presque aussitôt, faute de nourriture, n'ont pas livré grand'chose sur leur développement, d'autant plus que jusqu'ici, ce sont toujours les mêmes stades qui ont été récoltés. Cette dernière particularité s'explique d'ailleurs très bien, si l'on sait qu'à ce stade seulement les larves recherchent la surface et s'y font prendre. Plus tard, ainsi que nous l'avons vérifié en nourrissant certaines d'entre elles avec des *Nitzschia*, elles deviennent plus lourdes, tombent au fond du cristalliseur où elles rampent. Le filet à plancton ne peut donc les atteindre qu'à un court moment de leur existence.

MESNIL (1896, p. 159) a opéré la fécondation et observé les premiers stades du développement de quelques *Spionidæ*, mais il n'a pas pu les conduire assez loin pour élucider le problème qui nous occupe. Sur des larves planctoniques de 11 segments, nous avons trouvé les organes nucaux déjà marqués (fig. 37, B) et s'organisant au voisinage de la caroncule sur un spécimen de 21 segments (fig. 37, C). La saison étant trop avancée pour que nous tentions des fécondations artificielles, nous avons dû nous contenter de ces larves. Celles-ci montrent, comme nous l'avons déjà vu chez les *Sabellariidæ*, la différence essentielle qui existe entre les cellules de l'organe nucal et celles de la trochophore ou des ceintures ciliées qui en dérivent. Les cellules de ces derniers types sont beaucoup plus puissantes que celles de l'organe nucal. Nous avons observé leur formation, de façon très intéressante, sur des larves anesthésiées au chlorure de magnésium; sur les premiers sétigères, les cellules relativement âgées sont en place, tandis que de segment en segment, en progressant vers le pygidium, on les trouve de plus en plus jeunes. La figure 38, B,

représente le 17^e parapode d'une jeune larve de 21 segments : on y reconnaît un élément « cinétique » dont la structure est à peu près fixée et deux autres qui sont en formation (C. cj.).

Si l'étude des *Spionidæ* ne nous apporte pas de document nouveau, il corrobore, tout au moins, ce que nous avons acquis chez les *Sabellariidæ*.

4° PROCESSUS DE LA FORMATION DES CILS VIBRATILES

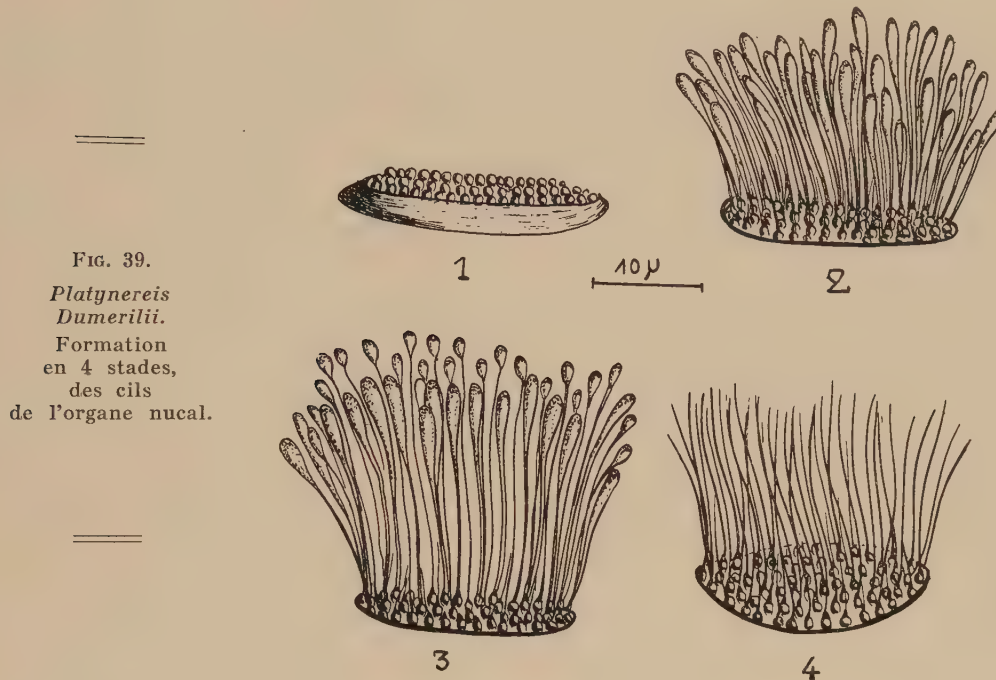
Nous avons assisté à la formation des cils vibratiles de l'organe nucal de *Platynereis Dumerilii* et à ceux de la touffe apicale de *Sabellaria alveolata*. Nous décrirons d'abord les observations concernant *Platynereis Dumerilii*. Celles-ci, renouvelées matin et soir, pendant huit jours consécutifs, ont été réalisées sur des Annélides après anesthésie au chlorure de magnésium. L'action de l'anesthésique, en plus des avantages que nous signalions précédemment, provoque un étirement des tissus qui a pour effet de dégager la partie postérieure du prostomium, du bourrelet formé par le péristomium. La zone où se forment les organes nucaux se présente ainsi de façon très favorable à l'observation. Les examens des jours précédents nous avaient convaincu de l'absence de tout cil, sur la partie postérieure du prostomium. Le 19 juillet 1948, pour la première fois, nous apercevions, sur des larves âgées d'au moins 15 jours, le premier stade de cette formation, marquée par l'apparition d'une double tache brillante se formant en arrière des deux paires d'yeux (fig. 37, D, O, N, et 39). Chacune d'elles accuse un léger retrait au contact du tégument voisin, puis se bombe en forme de verre de montre. Toute sa surface est bosselée de sphérules réfringentes, juxtaposées les unes aux autres. Au stade 2, aperçu le même jour sur un autre animal, les granulations se voient toujours, mais elles sont prolongées à l'extérieur par des filaments dont l'extrémité renflée en massue oscille légèrement; l'ensemble forme une touffe serrée qui s'étale faiblement sur les bords. Au stade 3 (observé du 24 au 26 juillet), on rencontre encore quelques massues du type précédent, mais certaines se sont allongées et se terminent par une petite boule très réfringente, portée par un mince pédoncule. Nous avons vu plusieurs de ces derniers s'amenuiser au contact de la boule terminale et celle-ci se détacher brusquement de son support. Il reste alors un cil qui commence à battre activement. Au stade 4, tous les cils sont libres et oscillent (fig. 39); l'organe nucal a achevé sa formation (27 juillet).

En somme, chacun des cils est formé par une sphérule qui émet un long prolongement protoplasmique; celui-ci d'abord renflé, s'allonge et s'effile en conservant à son extrémité une petite boule qui bientôt se détache par suite de l'amincissement progressif de son pédicule et donne le cil vibratile tel que nous le connaissons. La formation du cil s'accompagne d'un mouvement du cytoplasme qui, venant de la cellule, circule à l'intérieur de la membrane limitant le cil, le renfle à son extrémité et doit ensuite refluer en partie à l'intérieur de la cellule, au moment où l'effilement se produit tout le long du cil. Nous avons pensé d'abord que la boule terminale elle-même se vidait aussi dans le cil et que la chute brusque que nous avons observée, pouvait être un accident causé par la pression de la lamelle sur le corps de l'Annélide; mais devant la constance du phénomène, nous croyons plutôt que celui-ci fait partie du processus normal de la formation du cil.

Les transformations cytologiques qui accompagnent cette évolution seraient certai-

nement du plus haut intérêt; malheureusement nos fixations au Bouin-Hollande ont été insuffisantes pour les mettre en évidence. Sur coupes, nous avons pu vérifier seulement qu'au moment où le cil achève son évolution externe, il se trouve en relation avec sa racine ciliaire : toutes les racines ciliaires d'une même cellule formant un faisceau allongé prenant origine non loin du noyau. D'après ce que nous savons de l'histologie de l'organe nucal, il est probable que la sphérule d'où émerge le cil, représente le corpuscule basal entouré d'une masse de cytoplasme plus réfringent que le reste de la cellule.

Nous ne saurions indiquer la durée exacte de l'évolution complète du cil; car les quatre stades n'ont pas été vus sur le même animal, mais seulement, à de multiples



reprises, sur différents spécimens. Pour le lot entier de nos *Platynereis Dumerilii*, l'ensemble s'est étalé sur une semaine. Mais il y a lieu de noter que dès ce moment, il existait d'assez grandes différences entre les tailles des divers individus, qui n'ont pas tous effectué absolument en même temps, l'élaboration de leurs organes nucaux, rendant ainsi difficile un chronométrage exact. Ce qui est certain, c'est que le développement complet ne dure pas plus d'une semaine.

Sur la larve trochophore de *Sabellaria alveolata*, nous avons revu, à plusieurs reprises, ce que nous avons appelé les stades 3 et 4 de la formation des cils vibratiles. Nous avons observé également le passage de l'un à l'autre, par l'expulsion de la boule terminale. Il ne s'agissait pas d'ailleurs de l'organe nucal, mais des cils de la touffe apicale de la larve. Au moment de nos examens, il existait des cils entièrement constitués et d'autres portant encore la petite boule terminale. En aucune occasion, nous n'avons vu les stades 1 et 2. Nous estimons que bien qu'incomplètes, ces observations peuvent être intéressantes et jeter quelque lumière sur la formation des cils vibratiles chez les Annélides et probablement dans d'autres groupes.

CONCLUSION

De ces quelques considérations, il résulte que l'organe nuchal de *Sabellaria alveolata* et de *Platynereis Dumerilii* que nous avons pu suivre au cours de leur développement, ne dérivent pas des ceintures ciliées de la larve trochophore et singulièrement du prototroche, comme le prétendait MEYER. WILSON P., dans une étude récente (1948, p. 548) signale incidemment les positions relatives qu'occupent chez la larve d'*Ophelia bicornis* SAVIGNY, l'organe nuchal et le prototroche, apportant une nouvelle preuve à ce que nous soutenons : les 2 formations sont nettement distinctes; l'organe nuchal se trouvant beaucoup plus haut que le prototroche, immédiatement en arrière des yeux : « Behind each of the first eyes a ciliated pit, the nuchal organ, can be seen ». SÖDERSTRÖM (1920), dans son mémoire sur les *Spionidæ*, professe aussi cette opinion, qu'il concrétise dans son dessin schématique de la larve trochophore (fig. 109, p. 165).

L'organe nuchal n'est pas non plus une dépendance de la masse nerveuse apicale de la trochophore. Ainsi que nous l'avons vu chez *Sabellaria*, il apparaît bien en arrière de celle-ci et tardivement (après plus d'un mois de vie larvaire); chez *Platynereis Dumerilii*, il se développe également longtemps après la formation de la masse principale du cerveau. L'organe nuchal se différencie aux dépens d'un épiderme jusque-là banal, qui transforme quelques-uns de ses éléments de soutien en cellules ciliées et qui se met en communication avec le cerveau, dont il vient constituer une part importante. Ceci rejoint les observations de plusieurs auteurs de grande valeur que cite SÖDERSTRÖM (1920, p. 165). Ce dernier résumant leurs communes conclusions en infère que les ganglions de l'organe nuchal apparaissent séparés du cerveau et que ce n'est que plus tard qu'ils s'y soudent. L'organe nuchal a donc, à ce point de vue évolutif, une certaine autonomie vis-à-vis du cerveau, et il n'y a aucun inconvénient à porter la limite séparant le prostomium du soma, entre l'organe nuchal et le cerveau : « Es ergibt sich nun aus solchen Verfassern wie KLEINENBERG (1886), EISIG (1898) und MEYER (1901), dass die Ganglien zum Nuchalorgan getrennt vom Gehirn angelegt werden und dass sie erst später mit diesem zusammenschmelzen. Das Nuchalorgan hat also entwicklungsgeschichtlich eine gewisse Selbständigkeit gegenüber dem Gehirn, und von diesem Gesichtspunkt aus gibt es kein Hindernis die Grenze zwischen Prostomium und soma zwischen das Nuchalorgan und Gehirnganglion zu verlegen. »

La question de savoir si l'organe nuchal se trouve sur la partie de la trochophore dont provient le prostomium de l'adulte ou sur le segment buccal qui fait partie du soma, nous semble oiseuse; car on ne s'entendra jamais sur la limite exacte qui sépare ces deux territoires sur la trochophore (cf. SOLLAUD, 1933, p. 326). Si l'on s'en tient à l'opinion commune issue des travaux de HATSCHEK (1878-1885), de IWANOW (1928) et SNODGRASS (1938), rapportée par VANDEL (1949, p. 92), selon laquelle : « Le lobe céphalique ou prostomium dérive de la région embryonnaire située en avant du blastopore », on est fort embarrassé pour l'organe nuchal de *Sabellaria alveolata* qui se trouve exactement à la jonction des deux régions précitées. Le segment buccal est lui-même au niveau du blastopore, si bien qu'on pourrait, à la rigueur l'inclure dans le prostomium. C'est ce que GRAVIER (1909, p. 295) avait déjà noté au sujet du *Sabellariidæ*, *Cryptomatus*, qui est cependant moins céphalisé que *Sabellaria*.

Il n'est pas étonnant que l'on commence à remarquer chez les Annélides les plus

évoluées, les *Sabellariidæ* en particulier, une tendance à la fusion des premiers segments avec le prostomium, tendance que l'on trouve réalisée beaucoup plus complètement chez les Arthropodes, groupe qui phylogénétiquement est issu des Annélides. C'est d'ailleurs ce qu'écrit VANDEL (op. cit., p. 95) : « Les somites antérieurs ont tendance chez tous les Arthropodes, et ce processus s'observe déjà chez les Annélides spécialisées, à s'agréger à l'acron. »

Physiologie de l'organe nucal.

A quelques exceptions près, les Annélides Polychètes possèdent cet organe sensitif que l'on appelle l'organe nucal. Les auteurs lui ont attribué divers rôles, très différents les uns des autres.

DE QUATREFAGES (1850, p. 14), ne considérant que le battement rapide des cils, a pensé trouver là un organe semblable à la couronne vibratile des Rotifères. Cette hypothèse doit être écartée, car l'organe nucal ne saurait entraîner quoi que ce soit vers la bouche : 1° Parce qu'il est dorsal et la bouche toujours ventrale. 2° Parce que, malgré leur activité, les cils de l'organe nucal sont trop grêles et trop courts pour donner naissance à un courant vraiment important. 3° Parce que ce faible courant dirigé vers l'arrière, aurait plutôt tendance à éloigner de l'orifice buccal les particules alimentaires qu'à les en rapprocher. Ce dernier argument vaut surtout pour les *Amphinomidæ*, *Maldanidæ*, *Cirratulidæ* et *Spionidæ*. Chez certains groupes, comme les *Opheliidæ*, les *Ariciidæ*, les *Capitellidæ* et les *Scalibregmidæ*, le mouvement est tourbillonnaire et n'a pour effet que de produire une agitation désordonnée autour de l'organe nucal. Enfin, chez la plupart des autres, l'eau n'est pas entraînée au delà de la gouttière profonde où se trouve l'organe nucal (*Arenicolidæ*, *Sabellariidæ*, *Sabellidæ* et la plupart des Annélides Errantes).

KEFERSTEIN (1862, p. 124) note que l'organe nucal de *Notomastus* (*Capitellidæ*) doit être un organe sensitif analogue au tentacule tactile de l'Escargot. FISCHER (1883, p. 271) lui attribue la même fonction. Leur opinion est à rejeter. Outre que les organes du toucher ont une structure très différente, il serait assez curieux que des organes tactiles fussent ainsi logés au fond d'une rainure ou de fossettes qui les empêcheraient pratiquement d'entrer en contact avec quoi que ce soit. LANGERHANS (1880, p. 88) en fait chez *Aricia acustica* L (= *Theostoma Oerstedii*. CLP) des organes de l'ouïe.

SPENGEL (1881, pp. 32 et ss.) leur trouve un rôle qui serait voisin de celui des otocystes, du moins chez les *Arenicolidæ* qu'il étudie. Il n'est pas besoin de sortir de cette famille pour montrer l'inexactitude de cette assertion; puisque certains *Arenicolidæ* (*Arenicola marina*, *A. cristata*, *A. ecaudata* et *A. Grubii*) possèdent en même temps des otocystes et des organes nucaux. Ceux-ci ne sont donc pas les homologues de ceux-là et n'en remplissent pas la fonction.

JOURDAN (1887, p. 283) ne se prononce pas positivement. Il se contente de dire que l'organe nucal n'est ni visuel, ni tactile, ni auditif : « On se risquerait dans des interprétations aventureuses en voulant préciser davantage et en soutenant par exemple, que cet organe sert au goût et non à l'olfaction ou *vice versa*. »

MEYER (1882, p. 796), KLEINENBERG (1886, p. 73), EISIG (1887, pp. 703-705), NAGEL (1894, p. 153), RACOVITZA (1896, pp. 131-132), ASHWORTH (1904, p. 182) concluent de

leurs études et GRAVIER (1905, p. 785) avec eux, que l'organe nucal joue un rôle olfactif, puisqu'aucun autre n'est acceptable pour lui.

MALACHUIN (1883, pp. 185-186) n'est pas de cet avis. D'après lui, c'est plutôt « un organe chargé de percevoir les ondes liquides produites par un mouvement étranger ». PERRIER Ed. (1897-1899, p. 1588) adopte ce point de vue.

A la suite de RACOVITZA (1896, p. 131) on peut leur faire observer que « l'organe nucal sert aux Polychètes justement quand il n'y a pas de mouvement dans le liquide où ils sont plongés » et que tous ceux qui ont un organe dévaginable, le rentrent dès que l'eau environnante est remuée. Dans ces conditions, il est difficile d'admettre que l'organe nucal leur sert à analyser les vibrations des ondes liquides, puisqu'ils le retirent aussitôt que celles-ci se produisent.

DE SAINT-JOSEPH (1894, p. 106, en note) en fait chez *Sclerocheilus minutus* un organe de l'ouïe et du tact. Ces deux assertions ont été réfutées.

LANGDON (1900, p. 64), étudiant *Nereis diversicolor*, pense que l'organe nucal, placé dans une invagination, aurait pour résultat d'augmenter la surface active réceptive, chez des animaux qui auraient perdu l'usage sensoriel de la trompe. Nous ne croyons pas que l'on puisse faire de l'organe nucal un complément de la trompe. Car, d'une part, les Néréidiens que LANGDON prend comme exemple, possèdent justement en même temps que l'organe nucal, une profusion d'organes sensoriels : antennes, palpes et cirres tentaculaires très richement innervés, lesquels suppléent largement au manque de sensibilité de la trompe; et d'autre part, il se trouve que ce sont les Polychètes qui ont une trompe particulièrement active et sensible, qui possèdent en même temps les organes nucaux les plus développés : *Opheliidæ*, *Capitellidæ*.

SÖDERSTRÖM (1920, pp. 127 et ss.) dans son gros Mémoire sur les *Spionidæ*, se rallie à l'opinion la plus commune et attribue à l'organe nucal un rôle olfactif.

EXPÉRIENCES D'ABLATION DE L'ORGANE NUCAL

Ces diverses interprétations ont été basées uniquement sur l'observation directe de l'allure et du comportement général des Annélides Polychètes; mais jamais jusqu'ici, aucune expérience n'avait été tentée pour élucider de façon précise le rôle de l'organe nucal.

Nous avons pratiqué des destructions au thermocautère sur les organes nucaux d'*Ophelia bicornis*, de *Travisia Forbesii*, de *Nephtys Hombergii*, de *N. cæca*, de *Nereis diversicolor* et de *Perinereis cultrifera* et constaté que dans les heures qui suivent l'opération, la disparition des organes nucaux n'entraîne aucun changement dans le comportement extérieur des opérés. Ceux-ci vont et viennent, s'enfoncent dans le sable, éjectent leur trompe, tout comme les témoins. Aucune maladresse n'accompagne la disparition des organes nucaux; ce qui confirme le rejet de l'assertion de SPENGEL, qui leur attribuait un rôle équilibrateur. Nos expériences ont été arrêtées là pour toutes les espèces, sauf pour *Perinereis cultrifera*, chez laquelle elles ont pu être menées à bien jusqu'au bout.

Marche de l'expérience. — Il s'agissait pour nous de vérifier le rôle olfactif de l'organe nucal, rôle que nous pensions être surtout d'ordre alimentaire. Les animaux devant servir à l'expérience sont privés de nourriture pendant une semaine et conservés dans un bac d'eau de

mer courante. Ils restent tout le jour cachés sous de larges ardoises leur assurant l'obscurité et l'espace étroit qu'ils recherchent. Sans cette précaution, ils ne tardent pas à se réunir en un peloton serré, un « roi de rats », dont ils ne peuvent plus se dégager; la pourriture s'installe au point de contact et gagne rapidement vers les deux extrémités de chaque individu. MICHEL (1898, p. 12) avait déjà décrit ce phénomène chez *Nereis diversicolor*, et d'autres l'ont signalé depuis : HERPIN (1925, p. 99), PÉRÈS (J. M.) (1948, p. 99) en particulier.

Au bout de huit jours, les animaux ont le tube digestif complètement vide. Un séjour de deux heures environ, dans une solution de chlorure de magnésium à 8 % dans l'eau douce, les anesthésie sans leur donner de choc, si l'on a soin de maintenir le liquide à la température de l'eau où ils étaient conservés. Il ne reste plus qu'à enlever l'organe nucal. Nous l'avons fait sous le binoculaire, au grossissement de 25, d'abord au thermocautère dans une première série d'expériences; puis, dans une seconde série, avec un scalpel très fin constitué par un éclat de lame de rasoir mécanique. Dans ce second cas, nous avons complété l'action du scalpel par celle d'une pince d'ophtalmologiste. Aussitôt l'opération, les animaux sont replongés dans de l'eau de mer à température de la pièce; puis, graduellement, ils sont ramenés à l'eau de mer courante. Il leur suffit de quelques heures pour se remettre parfaitement de l'anesthésie et de l'ablation subies.

RÉSULTATS OBTENUS. — Les animaux sont répartis dans trois bacs différents, garnis d'Entéromorphes, d'Ulves et de Fucus, dont ils font leur nourriture habituelle. Dans le premier bac, se trouvent 20 témoins qui n'ont subi que l'anesthésie; dans le second bac, 20 *Perinereis cultrifera* opérées d'un seul organe nucal; dans le troisième, 20 autres opérées des deux organes nucaux. Tous les sujets ont été soigneusement examinés après l'opération, et ceux dont l'ablation n'était pas bien nette, comme ceux qui avaient été blessés plus profondément ont été rejetés.

Les premières séries d'expériences faites en employant le thermocautère n'ont donné qu'une approximation, en raison des pertes sensibles subies par les animaux cautérisés. Pour les Annélides opérées des deux organes nucaux, ces pertes ont été de 75 % dès le dixième jour et de 90 % au bout de vingt jours. Pour les opérées d'un seul organe, elles étaient encore de 50 % au dixième jour et de 60 % au vingtième jour. Néanmoins, il a été possible de vérifier que les survivantes totalement opérées n'avaient rien mangé depuis l'intervention; tandis que les autres s'étaient alimentées normalement.

L'ablation obtenue par incision s'est montrée plus satisfaisante. Les pertes encore importantes, puisqu'elles atteignent 60 % au bout de trente jours pour les animaux complètement opérés et 35 % pour les autres, laissent cependant un lot suffisant de sujets à examiner. Pour savoir si les Annélides mangeaient, il ne pouvait être question d'employer l'observation directe; car les *Perinereis cultrifera* ne quittent leurs abris pierreux qu'à la nuit tombée et se faufilent sous les pierres aussitôt qu'on les éclaire. Il restait deux solutions que nous avons concurremment employées : 1° conserver les animaux dans des bacs très propres, où l'on pourrait éventuellement retrouver les excréta; 2° sacrifier de temps en temps quelques sujets et faire l'inventaire de leur contenu intestinal. La première méthode nous commandait de ne laisser échapper aucune parcelle solide des bacs où était maintenu un courant d'eau : nous avons obtenu ceci en recouvrant le siphon d'évacuation d'un tulle très fin.

Dès le troisième jour, les bacs contenant les témoins et les animaux incomplètement opérés, sont parsemés de nombreux excréta, tandis que le troisième bac n'en recèle aucun. A partir de ce moment, de temps en temps, un animal est prélevé dans chaque bac et l'inspection de son tube digestif confirme les résultats globaux : les témoins et les vers ayant encore un organe nucal, mangent normalement, bien que

moins abondamment que dans la nature ; ceux qui n'ont plus d'organe nucal ne mangent pas.

Nos expériences ont été répétées entièrement deux fois de suite, aboutissant aux mêmes résultats. Nous avons amorcé une troisième série (portant également sur trois groupes de 20 individus) que nous avons arrêtée au bout d'une semaine par une autopsie générale. L'examen des contenus intestinaux des animaux sacrifiés a montré une légère divergence : une *Perinereis cultrifera* complètement opérée recélait quelques fragments d'Algues, tandis que deux témoins opérés d'un seul organe nucal avaient le tube digestif complètement vide. Nous ne croyons pas que ces données infirment les résultats précédents, car elles peuvent être expliquées aisément. La première le sera en admettant comme possible, une rétention anormale de déchets dans l'intestin de l'animal opéré ; et les deux autres trouveront leur justification dans le fait que dans la nature, on rencontre approximativement cette proportion (10 %) de *Perinereis* n'ayant rien dans leur tube digestif.

Nous sommes ainsi fondés à attribuer à l'organe nucal de *Perinereis cultrifera* un rôle important dans la recherche et l'acceptation de la nourriture. « Les conditions dans lesquelles s'effectue le fonctionnement des organes des sens chez les Invertébrés aquatiques doivent nous engager à une grande prudence » remarquait déjà JOURDAN (1887, p. 283), aussi nous garderons-nous bien de préciser s'il s'agit d'une fonction olfactive ou gustative, ou peut-être d'une fonction intermédiaire à celles que nous décorons de ces deux qualificatifs. Que l'on se souvienne seulement de l'interdépendance de ces deux fonctions chez des êtres autrement perfectionnés que les Annélides, chez l'homme en particulier, pour lequel nous sommes mieux renseignés habituellement et dont on ne sait trop si certaines saveurs lui viennent du goût ou de l'odorat.

Nos expériences ont d'ailleurs donné lieu à une contre-épreuve inattendue : le trentième jour de la deuxième série d'expériences, nous constatons que le bac où vivent les *Perinereis cultrifera* complètement opérées, recèle à son tour quelques excréta. Deux d'entre elles sont anesthésiées et examinées au binoculaire : la cicatrisation de la blessure semble parfaite. Les deux sujets sont alors autopsiés et fixés : leur tube digestif contient des Entéromorphes récemment absorbés et l'examen microscopique fait ultérieurement sur coupes, a montré que l'organe nucal était en partie régénéré. Il s'est reformé exactement à la place du précédent. Comme celui-ci, il est constitué de cellules vibratiles (dont les cils sont ici courts et peu nombreux) de quelques cellules nerveuses épidermiques et de nombreuses cellules de soutien ou cellules banales.

Ainsi que MICHEL (1898, p. 98) l'a déjà reconnu, la prolifération du nouveau tissu nerveux, se fait aux dépens de ce qui reste de l'ancien : son origine est purement épidermique. Toute l'architecture nouvelle se bâtit entre la basale et la cuticule dont les lambeaux se sont raccordés. Au bout de trente jours, il ne reste plus dans cet intervalle, que les cellules nouvelles et quelques débris presque méconnaissables du tissu ancien. De nombreux éléocytes achèvent d'y digérer des fragments de muscles.

La régénération ainsi obtenue, et la reprise de l'alimentation de l'animal à partir de ce moment, apporte une confirmation intéressante à la conclusion que nous tirions plus haut, attribuant à l'organe nucal un rôle dans l'acceptation de la nourriture par l'animal.

Nous ne prétendons pas que ce rôle soit unique, ni même qu'il soit peut-être le plus important. Il se peut fort bien, qu'étant donné sa proximité immédiate avec la

partie postérieure du cerveau et ses relations avec les grosses cellules ganglionnaires qui y abondent, l'organe nucal ait une action hormonale, jointe à son rôle sensitif. C'est ce que SCHARRER (1936) semble avoir cherché dans le cerveau de *Nereis diversicolor*. C'est également ce que CHOUBNIKOVA (*vide* B. A., n° 8, 121, 683) a trouvé chez maints Invertébrés. Nous avons essayé de le vérifier sur un matériel spécialement bien adapté, en utilisant des *Perinereis Marionii* (AUDOUIN et MILNE-EDWARDS) dont nous pouvions nous procurer à volonté des spécimens atokes ou épitoques. A l'occasion de l'épitoquie, nous pensions que l'effet hormonal pouvait bien se déclencher à ce moment et jouer un rôle dans l'attraction que les mâles exercent sur les femelles, durant la danse nuptiale. A cet effet, nous avons fixé : 1° des individus immatures; 2° d'autres épitoques, avant l'émission des produits génitaux; 3° certains, saisis en pleine danse nuptiale, dans le cristalliseur où nous avons placé mâles et femelles sur le point d'essaimer. Nos colorations au Mallory et au trichromique de Masson ne nous ont permis de discerner aucune différence, entre les cerveaux de ces trois catégories d'individus.

Les récentes expériences de DURCHON (1948 et 1949) sur des *Nereidæ* montrent que l'épitoquie peut être réalisée expérimentalement chez des individus même immatures, en empêchant l'influence du prostomium de se faire sentir sur les segments moyens et postérieurs de l'Annélide. Il le réalise, en particulier, en sectionnant la partie moyenne du prostomium. Il ne semble pas que l'organe nucal soit ici en cause, car nous l'avons enlevé à de multiples *Perinereis cultrifera*, sans qu'apparaissent les soies natatoires caractéristiques de l'épitoquie. Le centre hormonal inhibiteur doit donc se trouver dans une autre région, peut-être simplement dans la masse des grosses cellules ganglionnaires avec laquelle se trouve connecté l'organe nucal.

Pour le moment, il apparaît sage de n'attribuer à l'organe nucal que le rôle certain que nos expériences ont permis de mettre en évidence : rôle d'appréciation de la nourriture.

Evolution de l'organe nucal chez les Annélides Polychètes.

A l'occasion de l'homologie entre les organes nucaux et dorsaux, nous avons énoncé notre opinion sur la provenance des uns et des autres.

Nous pensons, en raison des preuves données alors, que leur origine métamérique est probable, sinon certaine.

Dans ces conditions nous nous représentons le Polychète primitif comme une larve métatrochophore avancée, composée d'un petit nombre de segments portant chacun deux organes ciliés dorsaux. L'agitation que se donne cet animal détermine la fragmentation du corps en nombreux segments supplémentaires. La tête s'enrichit d'organes des sens de plus en plus compliqués, tandis que les segments perdent peu à peu leur spécialisation sensorielle primitive. La plupart des organes dorsaux disparaissent en commençant par les plus éloignés du prostomium, tandis que la première paire installée sur celui-ci et qui a pris contact avec la masse nerveuse céphalique, se développe en donnant les organes nucaux.

Pour étudier l'évolution de l'organe nucal, dans la série des polychètes, nous partons donc d'organes ciliés, peu différenciés, existant sur chaque segment. Ainsi que nous venons de le dire, dans la totalité des cas, exception faite pour les *Ariciidæ*, les *Spionidæ* et les *Amphinomidæ*, les organes dorsaux proprement dits ont régressé et disparu,

et il est resté uniquement l'organe porté par le prostomium; c'est l'organe nucal typique.

Cet organe est bien représenté chez les Polychètes Errantes, plus proches que les sédentaires de la souche commune, mais on ne l'y trouve que sous une forme déjà très évoluée. Ceci s'explique par le genre de vie que mènent ces Annélides et la nécessité où elles se trouvent d'avoir à chercher leur nourriture et à la détecter grâce à l'organe nucal. Seules les espèces très abondamment pourvues d'organes sensitifs, comme les cirres tentaculaires et les corbeilles vibratiles (*Aphroditidæ*) semblent démunies de véritables organes nucaux, une suppléance pouvant être fournie par les premiers.

Les sédentaires offrent une gamme d'organes nucaux beaucoup plus étendue, où les plus perfectionnés voisinent avec des formes élémentaires. Dans ce groupe nous découvrons deux mouvements évolutifs dirigés en sens inverses, l'un allant vers un perfectionnement, l'autre aboutissant à la dégradation progressive de l'organe sensitif.

1° EVOLUTION PROGRESSIVE. — L'aire nucale ou simple surface ciliée, se trouve chez les *Ariciidæ* et les *Spionidæ*, dans les derniers organes dorsaux. Ces familles représentent, ainsi que nous l'avons déjà dit, des groupes témoins. De cette forme simple, dérivent des architectures plus compliquées, que l'on retrouve d'abord, chez ces mêmes espèces, dans les organes dorsaux les plus proches du prostomium et ensuite chez les espèces voisines. Elles se manifestent soit sous forme d'organe nucal simple (*Nereidæ*, *Nephtydidæ* et *Eunicidæ* chez les Errantes, avec *Chloræmidæ*, *Ampharetidæ* et *Maldanidæ* pour les Sédentaires, soit en se perfectionnant un peu, sous forme d'organes saillants (*Tomopteridæ*, *Amphictenidæ* et *Amphinomidæ*); soit enfin sous forme d'organes très élevés en organisation et ajoutant à la perfection de la structure histologique, la possibilité de se mouvoir librement; ce sont les organes rétractiles (surtout *Ariciidæ*, *Opheleidæ*, *Scalibregmidæ* et *Capitellidæ*). Ces derniers ne sont, à notre avis, que des organes saillants du type commun qui ont acquis secondairement la musculature suffisante pour se rétracter. Le fait que l'animal au repos, tous muscles détendus, a ses organes nucaux étalés à l'extérieur, nous incline à penser que c'est là sa position normale, et que la rétraction ne constitue qu'un geste de défense momentané. La présence des seuls muscles rétracteurs, comme la contraction violente que subissent les différentes cellules de l'organe en état d'invagination confirment ces vues. Il est à noter que les Annélides dotées d'organes rétractiles sont ou bien des espèces fouisseuses, ce qui explique l'utilité de l'escamotage fréquent des fragiles organes sensitifs au moment des déplacements dans le sable, ou bien des espèces démunies de tout autre organe sensoriel sur le prostomium, ce qui fait comprendre le grand développement et la perfection de l'unique moyen d'investigation qu'elles possèdent. Les organes rétractiles constituent le type le plus parfait de la série.

2° EVOLUTION RÉGRESSIVE. — A côté du mouvement de perfectionnement, il en existe un autre qui atteint surtout les Annélides les plus évoluées et les moins mobiles. Tandis que la vie active avait perfectionné nombre de formes de Polychètes, certaines autres ont perdu en se fixant, les avantages acquis. Les *Maldanidæ* ne paraissent pas touchées par ce phénomène, les *Amphictenidæ* et les *Ampharetidæ*, relativement mobiles non plus; la décadence commence avec les *Terebellidæ*, pour s'accroître avec les *Sabellidæ*, et arriver à son maximum avec les *Oweniidæ* et les *Serpulidæ*. Chez ces dernières

formes, l'organe nucal a cessé d'être utile, ou du moins a perdu beaucoup de son importance par suite de la vie inactive qu'elles mènent. Il n'est plus question pour elles de se déplacer à la recherche de la nourriture, ni même habituellement de choisir celle-ci lorsqu'elle arrive à portée de la bouche. Un courant tourbillonnaire produit par le continuel mouvement des cils vibratiles des tentacules branchiaux, entraîne toutes les particules, utiles ou non, qui flottent à proximité. Dans ces conditions, il n'est pas étonnant que ces Annélides soient revenues à peu près au stade de l'aire nucale primitive.

Il n'est pas inutile de remarquer que les espèces les plus atteintes par la dégénérescence de leurs organes nucaux, sont celles qui se rapprochent davantage d'une vie sédentaire intégrale. Ainsi, parmi les cinq familles que nous venons de nommer, celles des *Terebellidæ* apparaît comme la moins atteinte par la dégradation sensorielle; il se trouve justement que cette famille compte des formes relativement actives, se servant de leurs tentacules pour attirer à la bouche certains matériaux et les particules alimentaires. Les *Sabellidæ* dépourvus de tentacules préhenseurs ne peuvent avoir l'initiative d'un appel quelconque vers une source de nourriture, cependant il leur reste la possibilité de refuser certaines substances, comme nous l'avons vu faire à des *Spirographis Spallanzanii* auxquels nous offrons des peptones : aussitôt que la solution leur arrivait en diffusant dans l'eau, d'un geste rapide les animaux disparaissaient dans leurs tubes. Nous avons constaté que les *Sabellidæ* plus dépendants de leur milieu que les *Terebellidæ* sont en même temps plus dégradés qu'eux.

Le passage aux *Sabellariidæ* marque un degré de plus dans la simplification de l'organe nucal, en même temps qu'il indique une adaptation plus poussée à la vie sédentaire : les *Sabellidæ* et surtout les *Terebellidæ* abandonnent parfois leurs tubes, les *Sabellariidæ* y restent toujours cantonnés. On ne voit pas pourquoi les *Oweniidæ* et les *Serpulidæ* sont allés plus loin que les *Sabellariidæ*, et ont même perdu l'organe si rudimentaire que possédaient encore ceux-ci. Ce qu'il y a de certain, c'est qu'ils sont parfaitement sédentaires et absolument dénués d'organe nucal.

Nous ne saurions jalonner de plus près l'évolution de l'organe nucal chez les Annélides Polychètes, notamment en désignant les familles par lesquelles se serait fait le passage d'un type d'organe à un autre type. Il existe en effet plusieurs familles, comme celle des *Terebellidæ* et des *Sabellidæ* chez lesquelles on note deux lignes parallèles d'évolution : chacune de ces familles comportant quelques espèces ayant un organe assez bien conservé, quelques autres ne présentant plus qu'un vestige infime et certaines n'ayant plus rien. Dans ces conditions essayer de donner des précisions plus grandes, serait aventureux; nous nous en abstenons. Dans l'ensemble, l'organe nucal est d'autant plus développé, chez les Annélides Polychètes, que celles-ci sont plus prédatrices et plus mobiles.

Il est cependant intéressant de noter que l'évolution de l'organe nucal chez les Polychètes suit la ligne de l'évolution générale de cette classe, conditionnée par la mobilité plus ou moins grande de ses membres. A la masse cervicale bien développée des espèces agiles, correspond un organe nucal important, tandis que le cerveau réduit des espèces très sédentaires ne porte qu'un organe nucal rudimentaire. Cette adaptation va dans le même sens que celle de toute la partie antérieure de l'Annélide, qui se céphalise de plus en plus à mesure que la vie devient plus sédentaire et y fusionne souvent des organes normalement métamériques. Cela se produit tout particulièrement pour les néphridies thoraciques des *Sabellidæ*.

3° GROUPES VOISINS DES ANNÉLIDES PRÉSENTANT DES ORGANES NUCAUX. — Le groupe le plus voisin est assurément celui des Archiannélides, dont les formes très variées semblent devoir être rattachées aux Annélides véritables, dont « elles ne constituent plus que des familles un peu aberrantes » (FAUVEL, 1927, p. 413). Ces « Annélides modifiées ou dégradées par leur genre de vie ou leur parasitisme » (*id.*) possèdent, pour la plupart, des organes nucaux en fossette ciliée.

Polygordius lacteus SCHNEIDER a été étudié à ce point de vue par SPENGEL (1881, fig. 47); *Nerilla antennata* SCHMIDT par PEREYASLAWZEWA (1895, pl. VII, fig. 20) et GOODRICH (1912, pl. XXXVIII, fig. 2). Il ne semble pas qu'il y ait de différence marquée entre les organes nucaux des Archiannélides et ceux des Annélides proprement dites.

Parmi les Oligochètes, seul *Æolosoma* présente deux fossettes vibratiles, reliées aux ganglions cérébroïdes et qui sont « vraisemblablement les équivalents des organes vibratiles signalés chez beaucoup de Polychètes » (PERRIER, 1897, p. 1691).

Les Turbellariés (*Plagiostomidæ*, *Prorhynchidæ* et *Microstomidæ*) possèdent des organes semblables (PERRIER, 1897, p. 1870).

Les Némertiens ont une paire, soit de fentes ciliées, soit de « sacs latéraux » ciliés qui représentent les mêmes organes (PERRIER, 1897, p. 1904, fig. 1285).

Ainsi, tous ces groupes qui ont des affinités certaines avec les Annélides présentent des organes nucaux, dont on ne connaît d'ailleurs bien ni la structure, ni la fonction.

Chez les Entéropneustes, SPENGEL (1893) a décrit une profonde fossette ciliée, située à la base du gland de *Stereobalanus canadensis*; BRAMBELL et COLE ont noté un sillon cilié à la base du gland de *Saccoglossus cambrensis* qu'ils considèrent « comme un véritable organe des sens » (*vide* DAWIDOFF, 1948. Traité de Zoologie de GRASSE, t. XI, p. 386). Le *Siboglinum Weberi* CAULLERY, curieux animal décrit par CAULLERY (1914 et 1944) et DAWIDOFF (1948) possède un organe cilié en ceinture, qui serait à rapprocher de l'organe préoral des Entéropneustes.

Nous ne croyons pas que ces organes puissent rappeler ceux des Annélides Polychètes.

Quant à la fossette olfactive de KOLLIKER, chez les Céphalocordés, elle n'est sûrement pas assimilable à un organe nucal et « rien de décisif ne permet de préciser sa fonction, de sorte que la dénomination fréquente de fossette olfactive doit être réservée ». (P. DRACH. Traité de Zoologie de GRASSE, t. XI, p. 980).

Il ressort de cet exposé que l'organe nucal, s'il n'appartient pas exclusivement aux Annélides et existe sporadiquement dans les groupes voisins, n'en demeure pas moins un organe-type des Polychètes, chez lesquelles il atteint une extension et une perfection égalées nulle part ailleurs.

RÉSUMÉ

1° Chez les Annélides Sédentaires, la division de la masse nerveuse céphalique en cerveaux antérieur, moyen et postérieur, rendue classique par RACOVITZA, s'avère inexacte. Seuls les *Ariciidæ*, les *Arenicolidæ* et les *Ampharetidæ* peuvent se plier à cette distinction. Chez tous les autres, il manque au moins l'une des zones précitées et les spécifications sensorielles y sont beaucoup moins localisées.

2° L'organe nucal est une aire sensitive, dérivant d'un épiderme banal. Les cellules

qui le constituent se sont différenciées à partir des éléments qu'on retrouve dans le tégument voisin. Celui-ci conserve, le plus souvent, ses notes spécifiques jusque dans la zone différenciée; si bien qu'il existe autant de genres d'organes nucaux que de types de tissus épidermiques.

3° L'organe nucal comprend toujours des cellules ciliées, innervées par le cerveau et disposées parallèlement entre elles, entre une cuticule et une basale. C'est ce qui le caractérise. Accessoirement, il possède aussi : *a)* des cellules nerveuses épidermiques, habituellement plus nombreuses que dans un tégument banal; *b)* des cellules de soutien; *c)* des cellules glandulaires; *d)* des cellules migratrices.

4° La cellule ciliée qui caractérise l'organe nucal, possède un grand noyau allongé, d'un volume double des noyaux voisins. Les cils traversant la cuticule, sont solidement installés sur des corpuscules basaux et leurs racines ciliaires sont bien visibles. La plupart du temps, les cellules ciliées sont très étirées en longueur; elles le sont d'autant plus que leur nombre est plus considérable et que l'épaisseur de l'organe est plus grande.

5° La cuticule traversée par les cils de l'organe nucal subit une modification de structure qui la décompose en trois couches superposées, dont l'ensemble forme une épaisseur sensiblement égale à celle qu'elle présente sur le reste de l'épiderme. La couche externe, assez mince, prend les mêmes colorants que la cuticule banale; la couche moyenne plus épaisse, demeure incolore; la couche profonde forme un liséré très mince, coloré par la fuchsine.

6° L'organe nucal est innervé par la partie postérieure du cerveau, mais non pas obligatoirement par le cerveau postérieur — qui d'ailleurs n'existe pas chez de nombreuses Annélides Polychètes Sédentaires. Les cellules ciliées qui le constituent, se trouvent toujours en connexion avec de grosses cellules ganglionnaires bipolaires, dont la masse devient considérable chez les espèces comportant un organe nucal très développé.

7° Les organes dorsaux que l'on rencontre chez les *Ariciidæ* et les *Spionidæ*, sont les homologues des organes nucaux, car ils ont la même structure histologique et la même innervation. Les organes dorsaux sont plus primitifs que les organes nucaux et ont dû donner naissance à ces derniers.

8° Il apparaît comme très probable que les organes dorsaux et les organes nucaux ont une même origine métamérique. Chez quelques Annélides ayant gardé un caractère primitif (*Ariciidæ* et *Spionidæ*), les organes dorsaux et les organes nucaux proprement dits ont subsisté concurremment; chez la plupart des autres, seule la paire céphalique s'est conservée (organe nucal typique); chez certains, enfin tout a disparu (*Serpulidæ*, *Oweniidæ*).

9° Les organes nucaux ne sont pas les homologues des organes latéraux, car : *a)* ces deux organes coexistent chez plusieurs familles sur les mêmes segments (*Ariciidæ*, *Opheliidæ*); *b)* l'organe nucal est innervé par le cerveau et l'organe latéral par la chaîne ventrale; *c)* leurs structures sont histologiquement différentes.

10° La caroncule n'est pas obligatoirement liée à l'organe nucal (ex. *Nerine foliosa*, *Travisiopsis*), ainsi qu'on le croyait jusqu'ici. Elle représente seulement une aire très riche en cellules glandulaires, qui s'étale à l'arrière du prostomium et porte souvent des organes nucaux. La caroncule est une dépendance soit du prostomium (*Spionidæ*, *Typhloscolecidæ*, *Syllidæ*), soit des premiers segments du corps (*Amphinomidæ*).

11° L'organe nucal fait partie de l'équipement normal des Annélides Polychètes. Nous l'avons étudié chez toutes les familles de Sédentaires où on le connaissait déjà, ainsi

que chez plusieurs qui semblaient en être dépourvues : *Sabellidæ*, *Sabellariidæ* et *Terebellidæ*. Nous avons montré sa présence chez *Sabellaria alveolata*, *Amphitrite auricoma*, *Amphitrite Souriei*, *Polymnia nebulosa*, *Polymnia nesidensis*, *Terebella lapidaria*, *Janice conchilega*, *Polycirrus aurantiacus*, *Jasminiera elegans*, *Sabella pavonina* et *Branchiomma vesiculosum*.

L'organe nucal n'est pas identique dans toute la série des Polychètes. Très différencié et perfectionné chez la plupart des Errantes, sauf chez quelques espèces spécialement bien pourvues par ailleurs en organes sensitifs, il atteint son maximum d'extension chez quelques Sédentaires dépourvues de tout autre appendice sur la tête (*Opheliidæ*, *Capitellidæ*, *Ariciidæ*, *Scalibregmidæ*). Par contre, les Sédentaires menant une vie totalement fixée, ne possèdent qu'un organe nucal, très dégradé : (*Sabellidæ*, *Terebellidæ*; *Sabellariidæ*), tandis que d'autres qui comptent parmi les plus immobiles des Sédentaires, l'ont perdu complètement : (*Serpulidæ*, *Oweniidæ*).

12° Dans la classe des Polychètes se dessine un double courant affectant l'organe nucal. Une évolution progressive part de l'organe bien développé des Errantes, pour arriver à son maximum de perfectionnement, atteint chez les Sédentaires à organes érectiles; une évolution régressive dégrade ou fait disparaître, chez les formes fixées, cet organe qui ne sert plus.

13° Les organes nucaux érectiles sont normalement épanouis à l'extérieur, ainsi qu'on peut s'en assurer par l'observation de l'animal au repos et par l'étude de sa musculature. Le simple relâchement des muscles rétracteurs provoque la dévagination, sous l'action de la pression du liquide coelomique.

14° L'organe nucal fixé à l'arrière du prostomium occupe habituellement une position dorsale; il arrive cependant que la céphalisation le rejette sur les côtés (*Ariciidæ*) ou même à la face ventrale (*Amphictenidæ*, *Sabellariidæ*). Dans la famille des *Terebellidæ*, on le trouve suivant les espèces, sur la ligne médiane dorsale, sur les côtés ou presque à la face ventrale.

15° Chaque Polychète porte typiquement une paire d'organes nucaux, symétriques par rapport à la ligne médiane dorsale; dans ce cas, les deux organes sont absolument distincts l'un de l'autre. Il arrive cependant qu'une fusion s'opère sur la ligne médiane : c'est ce que l'on rencontre chez *Stylarioides plumosa*, *Thelepus setosus* et *Sabellaria alveolata*; chez cette dernière espèce, l'organe nucal est d'ailleurs réduit à une simple tache centrale ciliée, tandis que chez les autres, il se forme un sillon transversal d'une assez grande longueur.

16° L'organe nucal de *Perinereis cultrifera*, ainsi que nous l'avons montré par des expériences d'ablation, tient sous son contrôle le comportement de l'animal vis-à-vis de son alimentation. Cet organe est doté d'un rôle olfacto-gustatif, qui permet à l'Annélide d'apprécier sa nourriture.

17° L'organe nucal ne provient pas de la plaque apicale de la larve trochophore, ni des ceintures ciliées du prototroche. Il se façonne aux dépens d'un ectoderme, jusque-là indifférencié et n'acquiert que secondairement des rapports avec la masse cérébrale.

18° La régénération de l'organe nucal se fait aisément, à partir des seuls éléments épidermiques situés entre la basale et la cuticule. Les débris phagocytés par de gros éléocytes laissent place aux cellules de néoformation, qui au bout d'un mois environ ont reconstitué l'organe.

19° Les cils de l'organe nucal se forment, chez *Platynereis Dumerilii* sur les larves

de 10 à 12 sétigères. Chacun d'eux apparaît d'abord comme une sphérule réfringente, qui ensuite fait saillie à l'extérieur en se renflant en massue. La massue se vide dans la cellule-mère, conservant à son extrémité une petite boule, dont la chute amène le cil à sa forme définitive.

Chez *Sabellaria alveolata*, les cils de la touffé apicale de la larve trochophore se forment aussi suivant le même processus.

20° La classification des divers organes nucaux des Polychètes Sédentaires peut se faire d'après leur degré de complication plus ou moins grand :

a) Aire ciliée : *Terebellidæ*, *Sabellidæ*.

b) Repli nucal et gouttière : *Chloræmidæ*, *Cirratulidæ*, *Maldanidæ*, *Paraonidæ*, *Chætopteridæ*, *Ampharetidæ*, *Sabellariidæ*.

c) Organe associé avec une caroncule : *Spionidæ*, *Amphinomidæ* (Errantes), *Amphictenidæ*.

d) Organe évaginable : *Ariciidæ*, *Scalibregmidæ*, *Opheliidæ*, *Capitellidæ* *Arenicolidæ* (familles sans appendices céphaliques).

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1904. ALLEN (E. J.). — The anatomy of *Poecilochaetus* CLAPARÈDE. *Quart. Journ. of Microscop. Sc.*, N. S., vol. 48, London.
1906. ARWIDSSON (L.). — Studien über die skandinavischen und arktischen Maldaniden. *Zoolog. Jahrb.*, suppl. IX.
1901. ASHWORTH (J. H.). — The anatomy of *Scalibregma inflatum* RATHKE. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, 1901, pp. 237-309, 3 pl.
1904. ASHWORTH (J. H.). — Memoir on *Arenicola*. *L. M. B. C. Memoirs*, XI, pp. 129-246.
1909. ASHWORTH (J. H.). — La collection des Arénicoliens du Muséum d'Histoire naturelle de Paris. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 9^e sér., t. X, pp. 111-125.
1915. ASHWORTH (J. H.). — On a new species of *Sclerocheilus*, with a revision of the genus. *Transactions of the Royal Soc. of Edinburgh*, vol. L, part. II, n° 14.
1902. ATTEMS (CARL). — Beiträge zur Anatomie und Histologie von *Scolecopsis fuliginosa* CLAP. *Arbeiten aus den Zoologischen Instituten der Universität Wien und der Zoologischen Station in Triest*, t. XIV, Heft 2, Wien.
1834. AUDOUIN et MILNE-EDWARDS. — Recherches pour servir à l'Histoire Naturelle du Littoral de la France, t. 1 et 2.
1910. BEAUCHAMP (P. DE). — Sur l'organisation de la *Nerilla*. *Bull. Sc. France et Belgique*, t. XLIV, 7^e sér., 2^e vol., pp. 11-22.
1926. BERNERT. — Untersuchungen über das Zentralnervensystem der *Hermione hystrix*. *Zeit. f. Morph. und Oekol. der Tiere*, 64, pp. 743-810.
1938. BINARD et JEENER. — Recherches sur la morphologie du système nerveux des Annélides. *Bull. Acad. Roy. Bruxelles*, p. 437.
1944. BOBIN (G.). — Morphogénèse des soies des Annélides Polychètes. *Ann. Inst. Océan.*, t. XXII, fasc. 1, pp. 1-105, 6 pl.
1948. BOBIN (G.). — Histologie et Cytologie des Bulbes Sétigères d'*Euphrosyme foliosa*. *Arch. Zool. exp.*, t. 85; *Notes et Revue*, n° 3, pp. 138-150.
1906. BOHN (G.). — Attitudes et mouvements des Annélides. *Ann. Sc. Nat.*, 9^e sér., t. III, pp. 35-142.

1929. BORODIN (D. N.). — Vergleichende Histologie der Hautorgane beim Chloreaemiden (Polychaeta). *Zool. Morph. Okol. Tiere*, Berlin, 16, 1929, pp. 26-48. 5 fig., pl. I-II.
1932. BOUIN. — Eléments d'Histologie, t. 1 et 2.
1939. BRAMBELL et COLE. — Preoral ciliary Organ in the Enteropneusta : its occurrence, structure and possible phylogenetic significance. *Proc. Zool. Soc. London*, B, vol. 109.
1888. BRUNOTTE (C.). — Recherches anatomiques sur une espèce du genre *Branchiomma*. *Travaux de la Station de Cette*, Nancy.
1897. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — Sur un cas de ramification chez une Annélide (*Dodecaceria concharum*). *Zool. Anz.* XX.
1898. CAULLERY (M.) et MESNIL (F.). — Les formes épitoques et l'évolution des *Cirratulidæ*. *Ann. Univ. de Lyon*, XXXIX.
1913. CAULLERY (M.). — Sur le genre *Pallasia* et la région prostomiale des Sabellariens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, vol. 38.
1914. CAULLERY (M.). — Sur les formes larvaires des Sabellariens. *Bull. Soc. Zool. Fr.*, t. 39, pp. 168-176.
1908. CERUTTI (A.). — Ricerche sull' Anatomie e sulla Biologia del *Microspio mecznikowianus* CL. *Atti della Reale Accademia delle Scienze fisiche e matematiche*, sér. 2, vol. XIII, n° 12.
1941. CHILD. — Patterns and Problems of development.
1946. CHOUBNIKOVA (E.). — (En Russe). La neurosécrétion. *Advanc. mod. Biol. U. R. S. S.*, 21, n° 3, pp. 442-444 (Analyse du B. A., n° 8.121.683).
1863. CLAPARÈDE (E.). — Beobachtungen über Anatomie und Entwicklungsgeschichte wirbelloser Thiere. Leipzig.
1869. CLAPARÈDE (E.) et MECKNIKOW (E.). — Beiträge zur Kenntnis der Entwicklungsgeschichte der Chaetopoden. *Zeitsch. f. wiss. Zool.*, Bd. 19, Leipzig.
1864. CLAPARÈDE (E.). — Glanures Zootomiques parmi les Annélides de Port-Vendres. *Mém. Soc. Phys. de Genève*, XVII.
1868. CLAPARÈDE (E.). — Annélides Chétopodes du Golfe de Naples. *Mém. Soc. Phys. de Genève*, XIX-XX.
1873. CLAPARÈDE (E.). — Recherche sur la structure des Annélides Sédentaires (Genève).
1878. CLAUS (C.). — Traité de Zoologie.
1941. DALCQ (A.). — L'œuf et son dynamisme organisateur.
1900. DARBOUX (J. G.). — Recherches sur les Aphroditien. *Bull. Sc. France et Belgique*, t. 33, pp. 1-274, 83 fig.
1928. DAWIDOFF (C.). — Traité d'embryologie comparée des Invertébrés.
1948. DAWIDOFF (C.). — Contribution à la connaissance de *Siboglinum*. *Bull. Biol. Fr. et Belg.*, t. LXXXII, fasc. 2-3, 1948, pp. 141-164.
1949. DEFRETIN (R.). — Recherches sur la musculature des Néréidiens au cours de l'Épitoquie. *Ann. Inst. Océan.*, N. S., t. XXIV, fasc. 2.
1913. DEHORNE (A. et L.). — Recherches sur *Sclerocheilus minutus*. *Arch. Zool. exp.*, t. 53, fasc. 3, pp. 61-137, pl. IV-VII.
1935. DEHORNE (A.). — Sur le neuroplasma des fibres géantes des Polychètes. *C. R. Soc. Biol. Paris*, 119, pp. 1253-1256.
1935. DEHORNE (A.). — Sur le trophosphonge des cellules nerveuses géantes de *Lanice conchilega*. *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 120, 1935, pp. 1188-1191, 6 fig.
1936. DEHORNE (A.). — Remarques sur quelques aspects cytologiques des éléments nerveux de *Nereis diversicolor*. *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 123, 1936, pp. 795-798, 7 fig.
1936. DEHORNE (A.). — Analyse de quelques aspects des cellules nerveuses de *Nephtys* et de *Nereis*. *C. R. Soc. Biol. Paris*, t. 121, pp. 757-760.
1885. DRASCHE (R.). — Beitr. Zur feineren Anat. der Poly. Anatomie von *Owenia filiformis*. Wien, 1885, 22 p., 2 pl.
1839. DUJARDIN (M. F.). — Observations sur quelques Annélides marines. *Ann. Sc. Nat.*, 2° sér., XI, p. 293.
1948. DURCHON (M.). — Épitoquie expérimentale chez deux Polychètes : *Perinereis cultrifera* GRUBE et *Nereis irrorata* MALMGREN. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 227, 1948, p. 157.

1949. DURCHON (M.). — Inhibition de l'épitoquie par le prostomium chez les *Néréidiens*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 229, 1949, p. 81.
1879. EISIG (H.). — Die Seitenorgane und Becherformigen Organe der Capitelliden. *Mitth. aus der Zool. Stat. zu Neapel*, t. 1, 1879, pl. VII, fig. 12.
1887. EISIG (H.). — Capitelliden. *Fauna und Flora des Golfes von Neapel und der Angrenzenden Meeresabschnitte*, XVI, Mon., 906 p.
1898. EISIG (H.). — Zur Entwicklungsgeschichte der Capitelliden. *Mit Stat. Neapel*, Bd. 13, Berlin, 1899.
1914. EISIG (H.). — Zur Systematik, Anatomie und Morphologie der Ariciiden nebst Beiträgen zur generellen Systematik. *Mitth. Zool. Stat. Neapel.*, XXI, n° 6, pp. 153-600.
1864. EHLERS (E.). — Die Borstenwürmer. I. Leipzig.
1868. EHLERS (E.). — Die Borstenwürmer. 2. Leipzig.
1892. EHLERS (E.). — Die gehörorgane der Arenicolen. *Zeitschft. fur Wiss. Zool.*, LIII, suppl., pp. 217-285, pl. XI-XIV.
1897. EHLERS (E.). — Hamburger Magalhaensische Sammelreise Polychaeten.
1927. FAGE (L.) et LEGENDRE (R.). — Pêches planctoniques à la lumière. I. Annélides Polychètes. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. 67, pp. 161 et ss.
1910. FAURÉ-FRÉMIET (E.). — La fixation chez les Infusoires ciliés. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XLIV, 7^e sér., 2^e vol., pp. 27-48.
1924. FAURÉ-FRÉMIET (E.). — L'œuf de *Sabellaria alveolata* L. *Arch. Anat. Micr.*, t. 20, pp. 211-342, 89 fig.
1895. FAUVEL (P.). — Contribution à l'Histoire Naturelle des Ampharédiens français. *Mém. Soc. Sc. Nat. et Math. de Cherbourg*, vol. XXIX, 1895.
1897. FAUVEL (P.). — Recherches sur les Ampharédiens (Thèse). *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, vol. XXX, 11 planches.
- 1899 a. FAUVEL (P.). — Observations sur l'*Arenicola ecaudata* JOHNSTON. *Bull. Soc. Lin. Normandie*, 5^e sér., vol. 2, pl. I.
- 1899 b. FAUVEL (P.). — Sur les stades *Clymenides* et *Branchiomaldane* des Arénicoles. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XXXII, pl. III.
- 1899 c. FAUVEL (P.). — Observations sur les Arénicoles. *Mémoires de la Société Sc. Nat. et Math. de Cherbourg*, t. 31, pp. 101-186.
1901. FAUVEL (P.). — Annélides de la Casamance. *Bull. Soc. Lin. de Normandie*, 5^e sér., vol. V, 1901, 55 fig.
- 1907 a. FAUVEL (P.). — Recherches sur les otocystes des Annélides Polychètes. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 4^e sér., vol. VI, 149 p.
- 1907 b. FAUVEL (P.). — Première Note préliminaire sur les Polychètes des Campagnes de « L'Hirondelle » et de « La Princesse-Alice ». *Bull. Inst. Océan. Monaco*, n° 107, 2 fig.
1916. FAUVEL (P.). — Annélides Polychètes des îles Falkland recueillies par RUPERT VALENTIN. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. LV, pp. 418-481.
1919. FAUVEL (P.). — Annélides Polychètes de Madagascar, de Djibouti et du Golfe Persique. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. LVIII, pp. 315 et ss.
1923. FAUVEL (P.). — Faune de France, vol. V. Polychètes Errantes, 488 p., 2001 fig.
1927. FAUVEL (P.). — Faune de France, vol. XVI. Polychètes Sédentaires, 494 p., 2004 dessins.
1932. FAUVEL (P.). — Annélides Polychètes provenant des Campagnes de « L'Hirondelle II ». *Rés. Camp. Sc. de Prince de Monaco*, fasc. LXXXV, pp. 1-50.
1883. FISCHER (W.). — Ueber *Capitella capitata*... Vorläufige Mittheilung. *Zoologischer Anzeiger*.
1898. GAMBLE (F. W.) et ASHWORTH (J. H.). — The habits and structure of *Arenicola marina*. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, N. S., n° 161, vol. 41, fasc. 1, pp. 1-42, 5 pl.
1899. GAMBLE (F. W.). — Report on Nerves of *Arenicola*, *Nereis*... *Rep. 68th. Mect. Brit. Ass. Adv. Sc. Bristol*, pp. 584-585.
1900. GAMBLE (F. W.) et ASHWORTH (J. H.). — The Anatomy and classification of the *Arenicolidae*, with some observations on their Post-Larval stages. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. 43, N. S., London, 1900.
1893. GILSON (G.). — Les glandes filières de l'*Owenia*. *La Cellule*, t. X, 2^e fasc.
1897. GILSON (G.). — Les valves septales de l'*Owenia*. *La Cellule*, t. XII, fasc. 2.

1898. GILSON (G.). — Paroi du corps et fonction excrétoire de l'*Owenia*. *La Cellule*, t. XIV, fasc. 1.
1912. GOODRICH (E. S.). — *Nerilla* an Archiannelid. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, vol. 57, part. 4, pp. 397-425.
1896. GRAVIER (CH.). — Recherches sur les Phyllodociens. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XXXIX, pp. 328-330.
1898. GRAVIER (CH.). — Etude du prostomium des Glycériens. *Bull. Sc. Fr. et Belg.*, t. XXXI, pp. 159-184 et 420-447, 6 pl.
1898. GRAVIER (CH.). — Sur le système nerveux proboscidien des Glycériens. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 126, pp. 1817-1820.
1898. GRAVIER (CH.). — Sur l'encéphale des Glycériens. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 126, pp. 972-975.
1905. GRAVIER (CH.). — Sur l'organe nuchal des Chétoptériens. *C. R. Ass. Fr. Avanc. Sc.*, session 33, pp. 784-785.
1909. GRAVIER (CH.). — Contribution à l'étude de la morphologie et de l'évolution des Sabellariens. *Ann. Sc. Nat.*, sér. 9, t. 9, Paris, pp. 287-302, pl. VII-VIII.
1928. GRAVIER (CH.) et DANTAN. — Pêches nocturnes à la lumière dans la baie d'Alger. *Ann. Inst. Océan.*, N. S., t. V, fasc. 1.
1846. GRUBE (E.). — Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. *Wiegmanns Arch.*, 1846-1847.
1851. GRUBE (E.). — Die Familien der Anneliden. *Arch. f. Naturgesch.*
1930. GUSTAFSON (G.). — Anatomische Studien über die Polychaeten. Familien *Amphinomidae* und *Euprosynidae*. *Zoologiska Bidrag från Uppsala*, Bd. XII, 1930, pp. 305-472.
1898. HAMAKER (G. I.). — The nervous system of *Nereis virens*. A study in comparative neurology. *Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Collège*, vol. 52, n° 6, pp. 87-124, 5 pl.
1898. HAMAKER (G. I.). — The nervous system of *Nereis ivrens*. *Bull. of the Museum of Comparative Zoology at Harvard College*, vol. XXXII, n° 6, pp. 90-12.
1927. HANSTROM (B.). — Das Zentrale und periphere Nervensystem des Kopflappens einiger Polychaeten. *Zeitsch. Morph. Okol. Tiere*. Berlin, vol. 7, pp. 543-596, 27 fig.
1928. HANSTROM (B.). — Weitere Beiträge zur Kenntnis des Sinnesorgans der Polychaeten (*Polygordius*, *Tomopteris*, *Scolecopsis*). *Zeitsch. Morph. Okol. Tiere*. Berlin, vol. XIII, pp. 329-358, 27 fig.
1928. HANSTROM (B.). — Die Beziehung zwischen dem Gehirn der Polychaeten und dem Arthropoden. *Zeitsch. Morph. Okol. Tiere*. Berlin, vol. XI, pp. 152-160.
1944. HARTMAN (O.). — Polychaetous Annelids From California. Part. VI. *The University of Southern California Press*. Los Angeles.
1930. HANSTROM (B.). — Beiträge zur Discussion des Kopflappens der Polychaeten. *Lunds Univ. Arsskr.* (2), 27, III, pp. 19 et ss.
1878. HATSCHKE (B.). — Studien über Entwicklungsgeschichte der Anneliden. Ein Beitrag zur Morphologie der Bilaterien. *Arbeiten aus den Zoologischen Instituten der Universität Wien*, t. 1, Wien, 1878.
1885. HATSCHKE (B.). — Zur Entwicklung des Kopfes von *Polygordius*. *Arbeiten aus dem Zoologischen Instituten der Universität Wien*, t. 6.
1885. HATSCHKE (B.). — Entwicklung der Trochophora von *Eupomatus uncinatus* PHILIPPI. *Arbeiten... Wien*, t. 6, 1886.
1931. HATT. — La fusion expérimentale d'œufs de *Sabellaria alveolata*. *Arch. Biol.*, 42, 1932.
1932. HATT. — Essais expérimentaux sur les localisations germinales de l'œuf d'un Annelide (*Sabellaria alveolata* L.). *Arch. Anat. Micr.*, 28, 1934.
1911. HEMPELMANN (F.). — Zur Naturgeschichte von *Nereis Dumerilii*. *Zoologica*, 1911, Heft 62.
1931. HEMPELMANN (F.). — Archiannelidae. Polychaeta. *Handbuch der Zoologie (Kukenthal)*, II, 7, Teil., Berlin und Leipzig).
1925. HERPIN (R.). — Recherches biologiques sur la reproduction et le développement de quelques Annelides Polychètes. *Bull. Soc. Sc. Nat. de l'Ouest de la France*, 4^e sér., t. V, 1925, pp. 1-250, 6 pl.
1907. HERUBEL (M. A.). — Recherches sur les Sipunculides. *Mémoires de la Soc. Zool. de France*, Ann. 1907, t. XX, pp. 107-418.

1917. HESSLE (C.). — Zur Kenntniss der Terebellomorphen Polychaeten. *Zoologische Beiträge aus Uppsala*, Bd. 5.
1925. HILTON (W. A.). — Nervous system and Sense-Organs. XXII. Polychaeta. *J. Ent. Zool. Claremont*, Cal. 17, pp. 39-51, 5 fig-text.
1926. HILTON (W. A.). — Nervous system and Senseorgans. XXVII general organisation of the nervous system. *J. Ent. Zool. Claremont*, Cal. 18, pp. 85-88, fig. 7.
1927. HILTON (W. A.). — The nervous system of the Annelida *Ophelina mucronata* TREADWELL. *J. Ent. Zool. Claremont*, Cal. 19, 1927, pp. 71-72, 1 pl.
1916. HOLMGREN (N.). — Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten... *Kungl. Svenska Vet. Akad. Handl.*, vol. 56, Stockholm.
1937. HORSTATIUS. — Experiments on determination in the early development of *Cerebratulus lacteus*. *Biol. Bull.*, 73, pp. 317 et ss.
1928. IWANOW (C. P.). — Die Entwicklung der Larvalsegmente bei den Anneliden. *Zeit. Morph. Oekol.*, vol. 10.
1927. JEENER (R.). — Recherches sur le système neuro-musculaire latéral des Annélides. *Rec. Inst. Zool. Torley-Rousseau*, Bruxelles, 1, 1927, pp. 99-121, 6 fig. 1 pl.
1927. JOHANSSON. — Beiträge zur Kenntniss der Polychaeten. Familien *Hermellidæ*, *Sabellidæ* und *Serpulidæ*. *Zool. Bidrag från Uppsala*, Bd. II.
1835. JOHNSTON (G.). — On *Arenicola ecaudata*. *London's Mag. Nat. Hist.*, vol. 8, pp. 566-599, fig. 54.
1887. JOURDAN (ET.). — Etude anatomique sur le *Siphonostoma Diplochætos* OTTO. *Ann. Musée Hist. Nat. de Marseille*, Zool., t. III, n° 2.
1887. JOURDAN (ET.). — Etudes histologiques sur deux espèces du genre *Eunice*. *Ann. Sc. Nat.*, sér. 7, t. II, pp. 239-304.
1892. JOURDAN (ET.). — Epithélium cilié des Vers Annelés. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 7° sér., XIII, p. 247.
1910. JOYET-LAVERGNE (PH.). — Notes histologiques sur la *Leiochone clypeata*. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 5° sér., t. V; *Notes et Revue*, n° 4.
1862. KEFERSTEIN (W.). — Untersuchungen über niedere Seethiere. *Zeit. Wiss. Zool.*, Bd. 12, p. 124.
1886. KLEINENBERG (N.). — Die Entstehung des Annelids aus der Larve von *Lopadorhynchus*. *Zeit. f. Wiss. Zool.*, Bd. XLIV, pp. 1-227, pl. I-XVI.
1914. KORNFELD-WERNER. — Ueber die Abgrenzung der Amphinomiden. *Zool. Anz.*, Bd. 44, pp. 486-492.
1887. KUKENTHAL (W.). — Ueber das Nervensystem der Opheliaceen. *Jen. Zeit. für Nat.*, Bd. XX, pp. 512-580, 3 taf.
1948. LAMEERE. — Précis de Zoologie, t. 2.
1898. LANG. — Traité d'Anatomie comparée et de Zoologie.
1900. LANGDON (F.). — The Sense-Organs of *Nereis virens*. *The Journ. of Comparative Neurology*, vol. X, n° 1.
1880. LANGERHANS (P.). — Die Wurmfauna von Madeira. III. *Zeit. für Wiss. Zool.*, Bd. 34, Leipzig, pp. 87-144.
1894. MC INTOSH (W. C.). — A contribution to our knowledge of the Annelidæ. *Quart. Journ. of Micr. Sc.*, N. S., XXXVI, pp. 53-76.
1893. MALAQUIN (A.). — Recherches sur les Syllidiens. Morphologie, anatomie, reproduction, développement. *Mém. Soc. Sciences et Arts de Lille*, Lille, Danel, 477 p., 14 pl.
1904. MALAQUIN (A.). — La céphalisation chez les Annélides et la question du métamérisme. *C. R. Acad. Sc. Paris*, vol. 138, p. 821.
1907. MALAQUIN (A.). — La valeur morphologique de la caroncule ou organe nucal de *Notopygos labiatus* GR. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 145, pp. 278-280.
1907. MALAQUIN (A.) et DEHORNE (A.). — L'encéphale de *Notopygos labiatus*. *C. R. Ass. Franç. Av. Sc.*, session 36, Pt. 1, p. 255, et Pt. 2, pp. 691-696.
1907. MALAQUIN (A.) et DEHORNE (A.). — Les Annélides Polychètes de la baie d'Amboine. *Rev. Suisse Zool.*, t. 15, p. 335, 8 pl., 20 fig.
1867. MALMGREN (A.). — Annulata Polychaeta Spetsbergiæ, Grönlandiæ, Islandiæ et Scandinaviæ hactenus cognita. *Öfversigt av kongl. Vetenskaps Akademiens Förhandlingar*, n° 4.

1875. MARION (A. F.) et BOBRETZKY (N.). — Etude sur les Annélides du Golfe de Marseille. *Ann. Sc. Nat.*, sér. VI, Zool., t. 2.
1898. LEWIS (MARGARET). — Epidermal Sense organs in certain Polychaete. *Ann. morph. Soc. sc.*, N. S., vol. 5, n° 115.
1898. LEWIS (MARGARET). — Studies on the Central and peripheral Nervous Systems of 2 Polychaete Annelids. *Proc. Am. Acad.*, vol. 33, n° 14, pp. 225-268, 8 pl.
1883. MAUPAS (E.). — Contribution à l'étude morphologique et anatomique des Infusoires ciliés. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 2° sér., t. I, pp. 427-664.
1896. MESNIL (F.). — Etude de morphologie externe chez les Annélides. *Bull. Sc. France et Belgique*, t. 29, fasc. 1, pp. 110-287.
1897. MESNIL (F.). — Etude de morphologie externe chez les Annélides. *Bull. Sc. France et Belgique*, t. 30, pp. 83-100.
1898. MESNIL (F.) et CAULLERY (M.). — Etudes de morphologie externe chez les Annélides. *Bull. Sc. France et Belgique*, t. 31, vol. X, 4° sér., pp. 126-152.
1899. MESNIL (F.). — La position systématique des Flabelligériens et des Sternaspiens. *Zool. Anzeiger*, Bd. 22, Leipzig.
1882. MEYER (ED.). — Zur Anatomie und Histologie von *Polyophthalmus pictus*. *Arch. f. Mikrop. Anat.*, Bd. XXI, pp. 769-823, pl. XXXII-XXXIII.
1887. MEYER (ED.). — Studien über den Körperbau der Anneliden (1 à 3). *Mitth. der Zool. Stat. Neapel*, Bd. VII, pp. 592-741, pl. XXII-XXVII.
1888. MEYER (ED.). — Studien über den Körperbau der Anneliden. IV. *Mitth. der Zool. Stat. Neapel*, Bd. VIII, pp. 462-662, pl. XXIII-XXV.
1901. MEYER (ED.). — Studien über den Körperbau der Anneliden. *Mitth. Zool. Stat. Neapel*, Bd. 14, Berlin.
1898. MICHEL (A.). — Recherches sur la régénération chez les Annélides. *Thèse*.
1896. MONTICELLI. — Contribuzioni allo studio degli Annelidi di Porto-Torres (Sardegna). *Boll. Soc. Nat. Napoli*, X, p. 35.
1894. NAGEL (W. A.). — Vergleichend physiologische und anatomische Untersuchungen über den Geruchs und Geschmacksinn und ihre organe. *Bibliotheca Zoologica*, Heft 18, Stuttgart.
1912. NILSON (D.). — Beitrage zur Kenntnis des Nervensystems der Polychaeten. *Zool. Bidrag. Uppsala*, Bd. 1, pp. 84-161, 3 taf.
1938. NOVIKOFF. — Embryogenic determination in the annelid *Sabellaria vulgaris*, I, p. 198. *Biol. Bull.*, 74.
- 1939 a. NOVIKOFF. — Embryogenic determination in the annelid *Sabellaria vulgaris*. II. *Biol. Bull.*, 74, pp. 211 et ss.
- 1939 b. NOVIKOFF. — Regulation in mosaic eggs *Abstr. Marine Biol. Lab.*
- 1938-1940. NOVIKOFF. — Morphogenetic substances and organizers in annelids development. *Journ. Exp. Zool.*, 85.
1898. ORLANDI (S.). — Maldanidi Del Golfo di Napoli. *Atti Soc. ligustica Sc. Nat. Geog.*, IX, Gênes.
1948. PÉRÈS (J. M.) et RANCUREL (P.). — Observations sur la ponte de *Perinereis cultrifera* dans le Golfe de Marseille. *Bull. Soc. Zool. de France*, t. 73, n° 2, pp. 97-100.
1896. PEREYASLAWZEWA (S.). — Mémoire sur l'organisation de la *Nerilla antennata* SCHMIDT. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 8° sér., t. I, pp. 277-345.
- 1897-1899. PERRIER (ED.). — Traité de Zoologie.
1899. PHILIPPSON (M.). — Note sur la famille des *Opheliaceæ*. *Zool. Anz.*, Bd. 22, pp. 417-422.
1947. POISSON (B.) et SELIER (R.). — Brachyptérisme et actions endocrines chez *Gryllus campestris*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 224, p. 1074.
1899. PRENANT (A.). — Sur le Protoplasma supérieur. *Journ. Anat. et Physiol.*, XXXV, n° 5, pp. 618-650.
1912. PRENANT (A.). — Les appareils ciliés et leurs dérivés. *Journ. Anat. et Physiol.*, t. XLVIII, pp. 545 et ss.
1913. PRENANT (A.). — Les appareils ciliés et leurs dérivés. *Journ. Anat. et Physiol.*, t. XLIX, pp. 88-344 et 506-565.

1919. PRENANT (M.). — Recherches sur les Rhabdites des Turbellariés. *Arch. Zool. exp. et gén.*, t. 58, pp. 219-250, pl. IX.
1928. PRENANT (M.). — Topographie du plexus nerveux cutané d'*Ephesia gracilis* RATHKE. *Bull. Soc. Zool. Fr. Paris*, 52, 1928, pp. 524-527, 1 fig.
- 1929-1930. PRENANT (M.). — Les Cours des Facultés. *Les Vers*, fasc. 1.
1935. PRENANT (M.). — Annélides. *Actualités scientifiques et industrielles*. Hermann, 196.
1885. PRUVOT (G.). — Recherches anatomiques et morphologiques sur le système nerveux des Annélides Polychètes. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 2^e sér., t. III, pp. 211-336, pl. XI-XVI.
1847. QUATREFAGES (A. DE). — Mémoire sur l'embryogénie des Annélides. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, sér. 3, t. 8, pp. 99-102.
1848. QUATREFAGES (A. DE). — Mémoire sur la famille des Hermelliens. *Ann. Sc. Nat. Zool.*, 3^e sér., t. 10, pp. 5-58.
1849. QUATREFAGES (A. DE). — Types inférieurs de l'embranchement des Annelés. *An. Sc. Nat.*, 3^e sér., *Zool.*, t. 12, pp. 288 et ss.
1850. QUATREFAGES (A. DE). — Mémoire sur le système nerveux des Annélides. *Ann. Sc. Nat.*, 3^e sér., *Zool.*, t. XIV, pp. 329-400, pl. VI-X.
1850. QUATREFAGES (A. DE). — Mémoire sur la famille des Polyophtalmiens. *Ann. Sc. Nat.*, 3^e sér., *Zool.*, t. XIII, pp. 11 et ss.
1865. QUATREFAGES (A. DE). — Histoire Naturelle des Annelés. Paris, 1865.
1894. RACOVITZA (E.). — Sur le lobe céphalique des *Euphrosyne*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 119, pp. 1226-1228.
1895. RACOVITZA (E.). — Sur le rôle des amibocytes chez les Annélides Polychètes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 120, pp. 464-467.
1896. RACOVITZA (E.). — Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides Polychètes. *Arch. Zool. exp.*, 3^e sér., t. 4, n^o 2, pp. 177-343.
1843. RATHKE (H.). — Beiträge zur Fauna Norwegens. *Nova Acta Acad. Leop. Car. Nat.*, Cur. XX.
1908. RÉAU (L. DU). — Sur la structure de l'épiderme de *Travisia Forbesii*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 146.
1892. RETZIUS (G.). — Das Sensible Nervensystem Der Polychaeten. *Biologische Untersuchungen von Prof. D. GUSTAF RETZIUS. Neue Folge IV*, Bd. 1, Stockholm.
1895. RETZIUS (G.). — Zur Kenntnis des Gehirn ganglions und des sensiblen Nervensystems der Polychaeten. *Biol. Unt. Neue*, fasc. VII.
1943. ROCHON-DUVIGNEAUD (A.). — Les yeux et la vision des Vertébrés.
1947. RULLIER (F.). — Etude morphologique du cerveau de *Nephthys Hombergii* et *N. cæca*. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 224, pp. 415-417.
1949. RULLIER (F.). — Extension de l'organe nucal à quelques familles d'Annélides Polychètes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 229, pp. 497-498.
1949. RULLIER (F.). — Sur la formation de certains cils vibratiles chez les Annélides Polychètes. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 229, p. 475.
1894. SAINT-JOSEPH (baron DE). — Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard. 3^e partie. *Ann. Sc. Nat.*, sér. 7, t. XVII, pp. 1-395.
1895. SAINT-JOSEPH (baron DE). — Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard. 4^e partie. *Ann. Sc. Nat.* sér. 7, t. XX, pp. 185-273.
1898. SAINT-JOSEPH (baron DE). — Annélides Polychètes des côtes de France. *Ann. Sc. Nat.* 8^e sér., t. V, pp. 209-464, pl. XIII-XXIII.
1899. SAINT-JOSEPH (baron DE). — Annélides Polychètes de la Rade de Brest et de Paimpol. *Ann. Sc. Nat.*, sér. 8, t. X.
1906. SAINT-JOSEPH (baron DE). — Annélides Polychètes des côtes de France (Océan et côtes de Provence). *Ann. Sc. Nat.*, 9^e sér., t. III, pp. 145-264.
1837. SARS (M.). — Sur quelques animaux Invertébrés des côtes de Norvège. *Ann. Sc. Nat.*, t. VII, 1837, pp. 247 et ss.
1820. SAVIGNY (J. C. DE). — Système des Annélides. *Description de l'Egypte. Histoire Naturelle*, vol. XXI.
1886. SCHACK (F.). — Anatomisch-histologische Untersuchung von *Nephthys*.

1936. SCHARRER (B.). — Ueber « Drüsen-Nerven zellen » in Gehirn von *Nereis virens* Sars. *Zoolog. Anz. Leipzig*, 113, pp. 299-302.
1939. SCHAEFER (K.). — Lage und Secretion der Drüsen nervenzellen von *Nereis diversicolor* MÜLLER. *Zool. Anz. Leipzig*, 125, pp. 195-202.
1941. SCHARRER (B.). — Neurosecretion. IV. Localization of neurosecretory cells in the central nervous system of *Limulus*. *Biol. Bull.*, 81, pp. 91-104.
1938. SNODGRASS (R. E.). — Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. *Smiths. Miscell. Collect.*, vol. 97.
1920. SÖDERSTRÖM (A.). — Studien über Die Polychaeten familie *Spionidæ*. *Inaug. Diss. Uppsala*, 1920.
1923. SÖDERSTRÖM (A.). — Ueber die Zunahme der dorsalen Sinneorgane bei *Nerine fuliginosa*, ein Beitrag zur Frage nach der physiologischen Bedeutung dieser Organe. *Zoologiska Bidrag Från Uppsala*, Bd. VIII.
1923. SÖDERSTRÖM (A.). — Ueber das Bohren der *Polydora ciliata*. *Zoologiska Bidrag Från Uppsala*, Bd. VIII.
- 1927-1930. SÖDERSTRÖM (A.). — Ueber segmental wiederholte « Nuchalorgane » bei Polychaeten. *Zool. Bidr. Uppsala*, 12, pp. 1-18.
1933. SOLLAUD (E.). — Le Blastopore et la question du « Prostomium » chez les Crustacés. *Ass. Fr. avanc. Sc. Congrès de Chambéry*, pp. 326 et ss.
1891. SOULIER (A.). — Etude sur quelques points de l'anatomie des Annélides tubicoles de la région de Cette. *Thèse*.
1910. SOUTHERN (R.). — The marine Worms (Annelida) of Dublin Bay and the adjoining District. *Proceed. R. Irish. Acad.*, XXVIII, sect. B, n° 6.
1881. SPENGEL (J. W.). — *Oligognathus Bonelliae* eine schmarotzende *Eunicee*. *Mitth. der Zool. Stat. von Neapel*, Bd. III, pp. 15-52.
1883. SPENGEL (J. W.). — Die Enteropneusten des Golfes von Neapel. *Fauna und Flora D. Golfes von Neapel*, Mon. 3; *Die Enteropneusta der Siboga Expedition*.
1899. SSOLOWIEW (M.). — Polychaeten Studien Die Terebelliden des Weissen Meeres. *Ann. Mus. Zool. Acad. Saint-Petersbourg*, n° 2.
1932. STOLTE (H. A.). — Untersuchungen über Bau und Funktion des sinnesorgane den Polychaetengattung *Glycera*. *Z. Wiss. Zool. Leipzig*, 140, pp. 421-538.
1913. STORCH (O.). — Vergleichend Anatomische Polychaetenstudien. *S. B. Ak. Wien*, Bd. 122.
1946. THORSON (G.). — Reproduction and Larval Development of Danish Marine Bottom Invertebrates. *Meddelelser Fra Kommissionen For Danmarks Fiskeriog Havundersogelser. Sér. Plankton*, Bd. IV.
1876. TURNBULL. — On the Anatomy and habits of *Nereis virens*.
1949. VANDEL (A.). — Généralités sur les Arthropodes. *Traité de Zoologie de Grassé*, t. VI.
1901. VIGNON (P.). — Recherches de Cytologie générale sur les épithéliums. *Arch. Zool. exp. et gén.*, 3^e sér., t. 9, pp. 370-715.
1902. VIGUIER (C.). — Sur la valeur morphologique de la tête des Annélides. *Ann. Sc. Nat.*, 8^e sér., vol. XV, pp. 281-310, pl. IX.
1907. VIGUIER (C.). — Persistance de la trochophore chez un Hésionien. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 144, p. 1454.
1910. VIGUIER (C.). — Maturité très précoce d'une larve de Spionide. *C. R. Acad. Sc. Paris*, t. 151, p. 104.
1888. VOGT (C.) et YUNG (E.). — Traité d'Anatomie comparée pratique, t. 1-2.
1894. WATSON (A.). — On the habits of the *Amphictenidæ*. *Ann. of Nat. Hist.* (6), vol. XIV.
1900. WATSON (A.). — On the structure and habits of the Polychaeta of the family *Ammochaeridæ*. *Linnean Society's Journal Zoology*, vol. XXVIII.
1913. WATSON (A.). — Note on the habits and Building-Organ of the Tubicolous Polychaete Worm *Pectinaria Koreni*. *British Assoc., Sect. D, Birmingham*.
1919. WATSON (A.). — Further Observations on the Building Habits of the Polychaete Worm *Pectinaria Koreni*. *British Assoc., Sect. D, Bournemouth*, 1919.
1928. WATSON (A.). — Observations on the Habits and Life History of *Pectinaria Koreni* MGR. *Transactions of the Liverpool Biological Society*, vol. XLII, pp. 26-60.
1939. WEISS. — Principles of development.

1892. WILSON (E. B.). — The Cell-lineage of *Nereis*. A contribution to the Cytogeny of the Annelid Body. *Journ. of Morphology, Boston*, VI, pp. 361-480, pl. XIII-XX.
1904. WILSON (E. B.). — Mosaic Development in the Annelid Egg. *Science N. S.*, vol. 20, pp. 748-750.
1929. WILSON. — The development of egg fragments in annelids. *Arch. für Entw. mech.*, 117, pp. 179 et ss.
1948. WILSON (P.). — The relation of the substratum to the metamorphosis of *Ophelia larvæ*. *Journ. of the Marine Biological Ass. of the United Kingdom*, vol. XXVII, pp. 723-760.
1885. WIREN (A.). — Om. Cirkulation. Och Digestions Organen hos Annelider af Familjerna *Ampharetidæ, Terebellidæ* och *Amphictenidæ*. *Kongl. Svenska Vetenskaps. Akademiens Handlingar*, Bd. 21, n° 7.
1946. X... — Triradiate and other Forms of *Nitzschia*. *Journ. of the Marine Biological Association*, vol. XXVI, n° 3, p. 236.

